

ZEITSCHRIFT FÜR WISSENSCHAFTLICHE BIOLOGIE

HERAUSGEGEBEN VON

F. BALTZER-BERN, W. BENECKE-MÜNSTER, A. BENNINGHOFF-KIEL, A. BETHE-FRANKFURT A.M.,
P. BUCHNER-BRESLAU, W. VON BUDDENBROCK-KIEL, C. ELZE-ROSTOCK, A. ERNST-ZÜRICH,
A. FISCHER-WIEN, K. VON FRISCH-MÜNCHEN, R. GOLDSCHMIDT-BERLIN, H. VON GUTTENBERG-
ROSTOCK, W. HARMS-TÜBINGEN, M. HARTMANN-BERLIN, A. HASE-BERLIN, C. HEIDER-BERLIN,
C. HERBST-HEIDELBERG, R. VON HERTWIG-MÜNCHEN, R. HESSE-BERLIN, R. HEYMONS-BERLIN,
H. JORDAN-UTRECHT, E. KALLIUS-HEIDELBERG, S. KOSTYTSCHEW-LENINGRAD, A. KÜHN-GOT-
TINGEN, K. LINSBAUER-GRAZ, H. LOHMANN-HAMBURG, W. VON MOLLENDORFF-FREIBURG I.B.R.,
J. MEISENHEIMER-LEIPZIG, K. PETER-GREIFSWALD, H. PETERSEN-WÜRZBURG, E. PRINGSHEIM-
PRAG, L. RHUMBLER-HANN.MÜNDE, B. ROMEIS-MÜNCHEN, W. RUHLAND-LEIPZIG, P. SCHULZE-
ROSTOCK, J. SEILER-SCHLEDERLOHE, H. SPEMANN-FREIBURG, A. STEUER-INNSBRUCK, G. TISCHLER-
KIEL, J. VON UEXKÜLL-HAMBURG, O. VOGT-BERLIN, W. VOGT-MÜNCHEN, F. WASSERMANN-
MÜNCHEN, E. WEINLAND-ERLANGEN, F. VON WETTSTEIN-GÖTTINGEN, H. WINKLER-HAMBURG,
H. WINTERSTEIN-BRESLAU, R. WOLTERECK-LEIPZIG

ABTEILUNG A

ZEITSCHRIFT FÜR MORPHOLOGIE UND ÖKOLOGIE DER TIERE

REDIGIERT VON

P. BUCHNER UND P. SCHULZE
BRESLAU ROSTOCK

13. BAND, 1./2. HEFT

MIT 151 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 22. DEZEMBER 1928)



BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1928

Die

Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere

steht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der im Titel genannten Arbeitsrichtungen offen.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschster Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften; mit 40 bis 50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Das Honorar beträgt M. 40.— für den 16 seitigen Druckbogen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihren Arbeiten, welche nicht mehr als 24 Druckseiten Umfang haben, 100 Sonderabdrücke, von größeren Arbeiten 60 Sonderabdrücke unentgeltlich. Doch bittet die Verlagsbuchhandlung, nur die zur tatsächlichen Verwendung benötigten Exemplare zu bestellen. Über die Freiexemplarzahl hinaus bestellte Exemplare werden berechnet. Die Mitarbeiter werden jedoch in ihrem eigenen Interesse ersucht, die Kosten vorher vom Verlage zu erfragen.

Es ist dringend erwünscht, daß alle Manuskripte in deutlich lesbarer Schrift, am besten Schreibmaschinenschrift (mit mindestens 3 cm breitem freien Rand) eingeliefert werden. Die Manuskripte müssen wirklich druckfertig eingeliefert werden; bei der Korrektur sollen im allgemeinen nur Druckfehler verbessert und höchstens einzelne Worte verändert werden.

Die Herren Autoren werden ferner gebeten, den Text ihrer Arbeiten so kurz zu fassen wie es irgend möglich ist, sich in den Abbildungen auf das wirklich Notwendige zu beschränken und, wenn irgend möglich, Federzeichnungen (für Strichätzung) zu verwenden.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. P. Buchner, Breslau 9, Zoolog. Institut der Univ., Sternstr. 21
oder an

Professor Dr. P. Schulze, Rostock, Zoologisches Institut.

Die Herausgeber

Buchner Schulze

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W 9, Linkstr. 23/24

Fernsprecher: Amt Kurfürst, 6050—6053. Drahtanschrift: Springerbuch-Berlin

Reichsbank-Giro-Konto und Deutsche Bank Berlin, Dep.-Kasse C

13. Band

Inhaltsverzeichnis.

1./2. Heft

Seite

Nekrassow, A. D., Vergleichende Morphologie der Laiche von Süßwassergastropoden. Mit 26 Textabbildungen	1
Pinus, Augusta, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Nasenregion des (Elches <i>Alces alces</i> L.) Mit 12 Textabbildungen	36
Thiel, Max Egon, Zur Biologie unserer Süßwasser-Muscheln	65
Schmidt, Else, Die Histolyse und Histogenese der Muskulatur von <i>Psychoda alternata</i> Say. Mit 8 Textabbildungen	117
Henschen, Wilhelm, Über die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen von <i>Habrobracon juglandis</i> Ash. Mit 20 Textabbildungen	144
Wetzel, A., Der Faulschlamm und seine ziliaten Leitformen. Mit 58 Textabbildungen	179
Hanström, Bertil, Weitere Beiträge zur Kenntnis des Gehirns und der Sinnesorgane der Polychäten (<i>Polygordius</i> , <i>Tomopteris</i> , <i>Scolecolepis</i>). Mit 27 Textabbildungen	329

5857-6

VERGLEICHENDE MORPHOLOGIE DER LAICHE VON SÜSSWASSERGASTROPODEN¹.

Von

Prof. A. D. NEKRASSOW
(Moskau).

Mit 26 Textabbildungen.

(Eingegangen am 12. Juni 1928.)

Spezielle Untersuchungen über den Bau der Laiche bei Süßwasserschnecken wurden im Grunde genommen von niemand ausgeführt. Zwar begleiteten frühere Systematiker ihre sehr ausführlichen Beschreibungen von einzelnen Formen auch mit Beschreibungen des Baues ihrer Laiche. Das wurde im Begriff „Naturgeschichte“ oder „Histoire naturelle“ der Mollusken zusammengefaßt. Für die damalige Zeit waren viele von diesen Beschreibungen sehr sorgfältig und richtig durchgeführt. Als solche können z. B. die von Abbildungen begleiteten Beschreibungen von PFEIFFER (1821) bezeichnet werden. Auf diese Arbeit weisen in ihrem Lehrbuch KORSCHULT und HEIDER bei der Besprechung der Laiche von Pulmonaten hin. Besonders gut und genau sind die Beschreibungen, die in der ausgezeichneten französischen Monographie MOQUIN-TANDON (1855) angeführt und von sehr schönen farbigen lithographierten Tabellen begleitet sind. Einen Teil seiner Angaben über die Laiche schöpfte MOQUIN-TANDON aus noch früheren Arbeiten (aus Arbeiten von PFEIFFER, BOUCHARD-CHANTEREAUX — 1838, PICARD — 1840 und anderen). Eine gute Abbildung von *Lymnaea stagnalis* während der Laichablage finden wir bei ROSSMÄSSLER (1835). Doch waren alle diese Beschreibungen oberflächlich, enthielten wenig Details, gaben gewöhnlich nur eine allgemeine Vorstellung. Die Messungen, die dabei ausgeführt wurden, waren wenig zuverlässig. Alles das genügte nicht, um die Gelege einer Form von anderen zu unterscheiden.

Es ist bemerkenswert, daß bei Embryologen fast keine genaueren Beschreibungen der Laiche vorkommen. Von den Einzelheiten, von den Artunterschieden ist hier in der Mehrzahl der Fälle gar keine Rede. Die Embryologen interessierten sich gewöhnlich nur für die Eizelle und für die im Laiche befindlichen Embryonen, aber wenig für den Bau des

¹ Vorliegende Arbeit ist eine erweiterte Bearbeitung dreier in der Rev. Zool. Russe VII 4 (1928) und VIII, 1 (1928) in russischer Sprache veröffentlichten Mitteilungen.

Laiches selbst. Die älteren Embryologen schenkten dem Bau des Laiches noch eine gewisse Aufmerksamkeit (z. B. N. A. WARNECK 1850). Aber schon ein so ausgezeichneter Embryologe wie FOL beschreibt in seiner Arbeit über die Lungenschnecken (1880) gar nicht die äußeren Unterscheidungsmerkmale der Laiche und beschränkt sich darauf diejenigen Pflanzen und Gegenstände anzugeben und die Jahreszeit zu bezeichnen, in der diese Laiche zu finden sind. In der neuen embryologischen Literatur kann man sogar solchen Fällen begegnen, wo der Verfasser sich auf die Bemerkung beschränkt, daß der Laich der Gattung *Lymnaea* sich vom Laiche der Gattung *Planorbis* leicht unterscheiden läßt.

Auch später beschäftigten sich die Systematiker wenig mit den Gelegen; sie ignorierten dieselben ganz oder beschränkten sich auf die Anführung früherer Literaturangaben. So folgt LEHMAN (1873) bei der Beschreibung der Laiche der Mollusken in der Umgebung von Stettin fast buchstäblich den Angaben früherer Verfasser. Im Jahre 1881 erschien die Arbeit von HASAY über die Fauna der Mollusken von Budapest. Hier trifft man einige originelle Beobachtungen, doch finden sich auch Fehler. Ohne Zweifel beschreibt dieser Verfasser statt des Laichs von *Aplexa*-Laichen irgendwelcher kleinen *Planorbis*-Arten. Meine Beobachtungen (siehe weiter) bestätigten in dieser Beziehung die Angaben der älteren Verfasser (MOQUIN-TANDON und anderer) und widerlegen die Befunde des ungarischen Autors, die leider in die gesamte populäre Literatur aufgenommen worden sind. LAMPERT wiederholt in seinem Buch „Das Leben der Binnengewässer“ buchstäblich die Beschreibung der Laiche von *Aplexa*, die HAZAY gegeben hat (welche auch in der letzten Ausgabe 1925 geblieben ist); von hier aus verbreitete sich diese Beschreibung weiter (z. B. bei SCHERMER [1921] und bei den russischen Verfassern LIPIN [1926], ZSCHADIN [1926], WLADIMIRSKI [1927]).

Wenig befriedigend und zu schematisch sind auch die Abbildungen der Laiche der Mollusken, die in anderen populären Ausgaben angeführt werden, z. B. bei HENTSCHEL (Russ. Übersetz. 1914). Besonders gilt das Gesagte von der Abbildung des Laichs von *Bithynia*; auf Grund dieser Abbildung kann der Laich von *Myxas* (*Amphipella*) *glutinosa* für den Laich von *Bithynia* gehalten werden. Befriedigender sind die Photographien der Laiche von verschiedenen *Planorbis*-Arten bei SCHERMER, doch sind diese Laiche nach ihrem Bau am wenigsten interessant.

Meine Beobachtungen über den Bau der Laiche von 19 im Flusse Kljasma und in kleinen Wassertümpeln bei Bolschewo vorkommenden Süßwassergasteropodenarten führten mich zu der Ansicht, daß es notwendig sei, neue und genauere Beschreibungen dieser Laiche zu geben. In diesen neuen Beschreibungen sollten die alten Angaben ergänzt, verbessert und erweitert werden. Der Vergleich dieser Laiche untereinander veranlaßt mich in dieser Frage den Standpunkt von SOKOLOW

zu teilen, den dieser Verfasser über den Laich von anderen Tieren in dieser Zeitschrift (1925) ausgesprochen hat. SOKOLOW meint, daß die Merkmale der Laiche meistens der Stellung der Tiere in der systematischen Ordnung entsprechen und ihrerseits auf die Verwandtschaft der verschiedenen Formen hinweisen. „Wir finden erstens“, sagt I. SOKOLOW über die Merkmale der Laiche von *Hydrocarina*, „denen man Wert von Familiencharakteren zusprechen könnte, weiterhin auch eine Reihe von Gattungscharakteren und schließlich wären auch fast für jede Art ihre besonderen Merkmale zu konstatieren. Dieser Umstand gibt uns die Hoffnung, daß bei einem genaueren Studium des $\times$ Laiches man dazu kommen wird, auch die strukturellen Eigentümlichkeiten (des Laiches) für systematische und vielleicht auch für phylogenetische Zwecke zu bewerten, was uns ja um einen Schritt weiter bei der Begründung eines natürlichen Systems der Hydrocarinen bringen würde.“

Die Süßwassergastropoden zerfallen, wie bekannt, in zwei Ordnungen: die Prosobranchier und Pulmonaten. Von drei von mir in der Nähe von Bolschewo gefundenen Gattungen der ersten Ordnung ist die Gattung *Viviparus* oder *Vivipara* (*Paludina*) eine vivipare Form: folglich können die Laiche der Prosobranchier, die ich gefunden habe, nur zu zwei anderen Gattungen *Bithynia* und *Valvata* (zwei Arten) gehören. Die Pulmonaten sind zahlreicher. Ich untersuchte die Laiche von sechs Gattungen: *Lymnaea* (6 Arten), *Myxas* (*Amphipeplea*), *Physa*, *Aplexa*, *Planorbis* (6 Arten) und *Ancylus*.

Während die Laiche der Pulmonaten in eine ziemlich einheitliche Gruppe vereinigt werden können und sich durch ganz bestimmte Züge charakterisieren lassen, durch welche diese Laiche sich von den Gelegen der Prosobranchier unterscheiden, können die letzten nicht leicht allgemein charakterisiert werden, da die Laiche der Gattung *Bithynia* sich stark von den Laichen der Gattung *Valvata* unterscheiden, was ja sehr begreiflich ist, da die beiden Gattungen zwei weit voneinander stehenden Familien angehören. Ich gehe jetzt zur Beschreibung der Laiche einzelner Formen über.

Ordnung Prosobranchia.

Fam. Paludinidae.

Gattung *Bithynia*.

Der Laich von *Bithynia tentaculata* L. (Abb. 1).

Wenn wir die Laiche der Pulmonaten mit den Laichen der Gattung *Bithynia* vergleichen, so gelangen wir zu dem Schlusse, daß die letzteren nach einem ganz anderen Prinzip gebaut sind. Die Eier¹ der Pulmo-

¹ Unter dem Ausdruck „Ei“ verstehe ich nicht die Eizelle, sondern ein kompliziertes Gebilde, das ähnlich dem Vogelei, aus dem Embryo, dem Eiweiß, in dem der Embryo eingebettet ist, und aus einer Membran, welche das Eiweiß bekleidet, besteht.

naten sind im Schleim eingebettet und von einer gemeinsamen Hülle umgeben. Ich bezeichne solche Laiche als Laiche mit einer *echten Kapsel* (*capsula vera*). Auf den ersten Blick ist der Laich von *Bithynia* dem Laich der Pulmonaten ähnlich; denn es scheint, daß hier eine gemeinsame Hülle vorhanden ist; im Inneren ist der Laich durch Scheidewände in Waben geteilt, in denen sich die Embryonen befinden. Eine genauere Untersuchung zeigt aber, daß der Laich von *Bithynia* eine Anzahl von Eiern vorstellt, die eng auf irgendeinem Substrat aneinander angeklebt sind. Jedes Ei besteht ebenso wie auch bei Pulmonaten aus dem Embryo und aus dem Eiweiß, in welches das Embryo eingebettet ist und der Membran, die das Eiweiß umschließt. Doch wo die einzelnen Eier einander berühren, bilden die Membranen der Nachbareier unter dem gemeinsamen Druck doppelte, ganz gradlinige und dünne Zwischenwände. Wo aber die Eimembran mit dem Wasser in Berührung kommt, nimmt

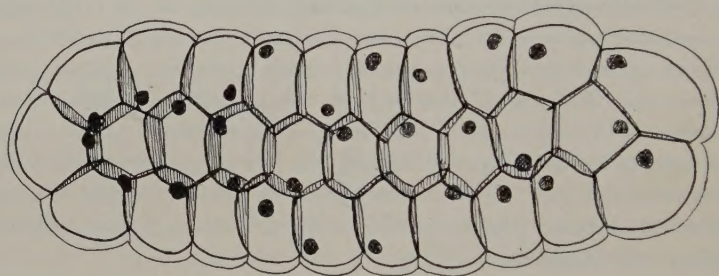


Abb. 1. Laich von *Bithynia tentaculata*. Vergr. $\times 11,3$.

dieselbe eine abgerundete Form an. Eine Reihe solcher abgerundeter Eimembranen sieht wie die Außenwand einer Kapsel aus, die ich als *falsche* oder *wabige Kapsel* (*capsula falsa sive alveolata*) bezeichne. Meine Deutung wird durch die Beobachtungen von SARASIN bestätigt. Dieser Forscher beobachtete, daß die einzelnen Eier nicht nebeneinander in Form von Waben zu liegen kamen, sondern abgerundet und frei geheftet blieben. Mir gelang es den Laich mittels zweier Nadeln zu zer-spalten. Die Spaltungslinie verlief längs den Scheidewänden. Damit wurde deutlich festgestellt, daß jede Scheidewand wirklich aus zwei verschiedenen Eiern angehörigen Schichten besteht. Man kann einzelne Eier mit den Nadeln leicht von anderen abteilen. Daher kann die *Bithynia* nicht zu den Formen gezählt werden, die ihre Eier in „schleimige Stränge“ (SIMROTH) ablegen.

Der Laich von *Bithynia tentaculata* ist der Länge nach ausgedehnt, ziemlich breit und außerordentlich flach. Im Anfang Juni fand ich die größten Laiche (40 mm lang, 3 mm breit und 1 mm hoch). Die Eier liegen wabenartig in einer horizontalen Schicht in zwei oder drei Reihen (nach SARASIN bilden sie zuweilen auch vier Reihen). Doch gibt es hier

keine besondere Regelmäßigkeit und es kann manchmal der an einem Ende zweireihige Laich an dem anderen Ende in einen dreireihigen oder einreihigen übergehen. Die Größe der einzelnen Waben schwankt zwischen 0,9 mm und 1,33 mm. MOQUIN-TANDON gibt als die maximale Eierzahl 70 an. Ich habe aber im Anfange Juni im Laiche auch bis 98 Eier gezählt. Der Laich von *Bithynia* wird an untergetauchte Wurzeln, Stengel und Blätter der Wasserpflanzen und an andere im Wasser befindliche Gegenstände abgelegt. Die Außenwände des Laichs haben hier eine dichtere Konsistenz, als die der Pulmonaten. Doch dieser Umstand schützt das Embryo nicht immer vor Feinden und ich beobachtete einmal, wie in einem kleinen Aquarium die Larve einer *Trichoptere* mit ihren Kiefern die Kapselhülle durchbrach und sich an den Embryonen nährte. BOUCHARD-CHANTEREAUX hat ausführlich den Prozeß der Eiablage beschrieben. Nach diesem Verfasser reinigt *Bithynia* mit der Zunge die Stelle, wo die Eiablage erfolgen soll (handelt es sich dabei nicht vielleicht nur um das Ablecken der Algen mit der Radula von der Aquariumwand, das für die Süßwassergastropoden so charakteristisch ist?) und bildet mit dem Fuß einen Kanal, durch den die Eiablage erfolgt.

Fam. Valvatidae.

Gattung *Valvata*.

Der Laich von *Valvata cristata* MÜLL. (Abb. 2).

Obwohl die Laiche der *Valvata* zu den Laichen mit echten Kapseln (*capsula vera*) gehören, unterscheiden sie sich sehr stark von denen der Pulmonaten. Während die letzteren dem Substrat anliegen und somit *liegende* Laiche (*capsula substrato jacens*) vorstellen, sind die Laiche der *Valvata* *stehende* Laiche (*capsula stans*) und werden gewöhnlich an das Substrat mit einem besonderen kurzen Untersatz (*capsula pediculosa*) befestigt. So stellt der Laich von *Valvata cristata* eine winzige Schote vor, die an einem kurzen Stiel auf dem Substrat, einer Aquariumwand, am Blatt von *Stratiotes aloides* oder einer anderen Pflanze stehend anheftet. Wie MOQUIN-TANDON sehr treffend bemerkt, erinnert dieser Laich an die schmalen Auswüchse, die an den Blättern vorkommen. Die Kapsel endigt an dem dem Stiel entgegengesetzten Ende mit einem kleinen Schnabel mit verdickten Wänden. Unter der dünnen aber dichten Kapselwand befindet sich der Schleim, in dem zitronenförmige Eier — zwei oder drei — (Abb. 3) hintereinander liegen.

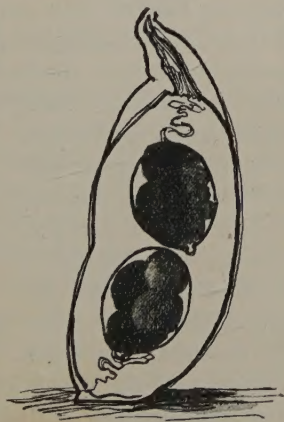


Abb. 2. Laich von *Valvata cristata* mit zwei Eiern. Vergr. X 54.

(Zuweilen ist aber auch nur ein einziges vorhanden; MOQUIN-TANDON hat auch vier Eier gesehen). Die doppeltkonturierte Eimembran ist an einem Ende mit einer kleinen Ausstülpung in Form einer Warze versehen,

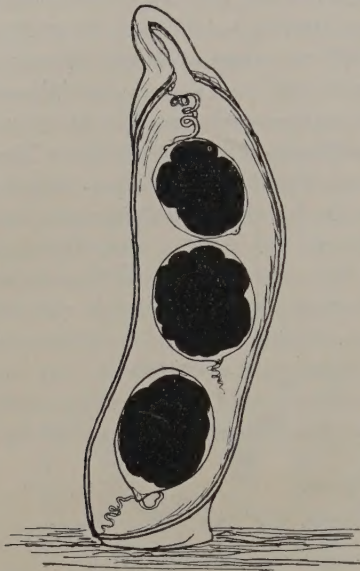


Abb. 3. Laich von *Valvata cristata* mit drei Eiern. Vergr. $\times 62$.

am anderen Ende dieser Membran befindet sich ein Auswuchs, der allmählich in einen an der Kapselhülle befestigten dünnen Faden ausläuft. Die Länge der von mir gemessenen Kapsel mit drei Eiern betrug 1,183 mm, Länge bis zum Schnabel 1,033. Die Länge einer Kapsel mit zwei Eiern 0,95 mm, Länge bis zum Schnabel 0,8, Breite 0,4 mm. Die Länge des Eies (ohne Auswuchs) 0,317 mm, die Breite 0,216 mm.

Die Form des Laiches, seine stehende Lage, die Konsistenz der Kapselwand, die Membran und die Fadenlänge, die an die Chalazen eines Vogeleies erinnern — alles das bildet an und für sich eine Anzahl von genügend charakteristischen Merkmalen. Für ein noch wichtigeres und typisches Merkmal der Laiche der

Gattung *Valvata* halte ich die *Größe der Eizelle und des Embryos in ihrem früheren Entwicklungsstadien*. In den Laichen der anderen Süßwassergasteropoden liegt die kleine Eizelle inmitten einer großen Eiweißmenge. Die embryonale Entwicklung solcher Formen erfolgt ganz innerhalb der Membran, die das Eiweiß umgibt. Der Embryo wächst solange bis er beim Abschluß der Entwicklung das ganze Ei ausfüllt. Bei den

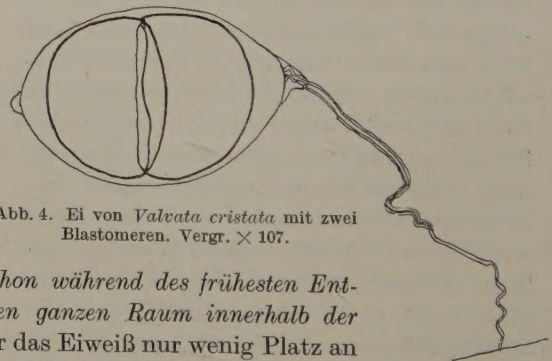


Abb. 4. Ei von *Valvata cristata* mit zwei Blastomeren. Vergr. $\times 107$.

Valvata füllt die Eizelle schon während des frühesten Entwicklungsstadiums fast den ganzen Raum innerhalb der Membran aus, und läßt für das Eiweiß nur wenig Platz an den spitzen Enden des Eies übrig. In Abb. 4, die das Stadium zwei Blastomeren vorstellt, sieht man, daß dieselben an die Wände der Eimembran anstoßen. Die Eizelle und der Embryo der Valvaten, die späten Stadien ausgenommen, sind ganz undurchsichtig. Von welch

interessanten Erscheinungen infolge der Größe der Eizelle, die embryonale Entwicklung der *Valvata* begleitet wird, läßt sich aus den Angaben über den Laich von *Valvata piscinalis* ersehen. Die Laiche von *Valvata cristata* fand ich im Flusse Kljasma im Juni und Juli.

Der Laich von *Valvata piscinalis* MÜLL. (Abb. 5).

Der Laich von *Valvata piscinalis* stellt eine fast regelmäßige Kugel vor, die ebenfalls vermittels eines kleinen Untersatzes am Substrat haftet. Die Kapselwand ist dünn, dicht und gestreift, wie das noch MOQUIN-TANDON richtig bemerkt hat. Um die Kugel herum verläuft außerdem ein kleiner Ring, der die Kugel in zwei Halbkugeln teilt. Dem Anschein nach platzt die Kugel längs dieses Ringes. Zitronenförmige Eier liegen im Schleim. Das eine Ende der Eimembran hat eine

warzenförmige Erhöhung, das andere Ende läuft in einen langen Faden aus. Die Eimembran, die die gelben, öfter grünen, fast undurchsichtigen Embryonen um-

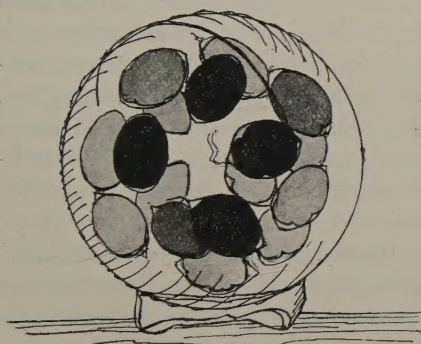


Abb. 5. Laich von *Valvata piscinalis* mit 16 Eiern. Vergr. $\times 34$.

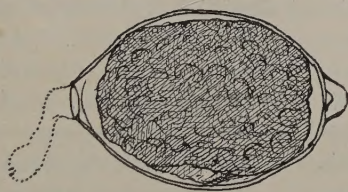


Abb. 6. Ei von *Valvata piscinalis* in einem frühen Stadium. Vergr. $\times 121$.

gibt, ist doppeltkonturiert. Die Eierzahl ist verschieden. Im einen Laich zählte ich 31 Eier, d. h. mehr, als MOQUIN-TANDON jemals gesehen hatte¹. Doch darf man sich darüber nicht wundern. Die Anzahl der Eier in den Laichen der Mollusken variiert stark und ich konstatierte mehrmals eine viel größere Anzahl der Eier in den Laichen als von anderen Verfassern angegeben wurde. Der Durchmesser einer mittleren Laich-Kugel (mit 16 Eiern) war nach meinen Messungen gleich 1,135 mm, oder in anderer Richtung (die Kugel war leicht zusammengedrückt) 0,983 mm; der Durchmesser einer Kugel mit 26 Eiern 1,366 bis 1,483 mm (die Kugel war ebenfalls nicht ganz regelmäßig). Die Eilänge betrug 0,333—0,366 und die Breite 0,233 mm. Die Größe und die Form des Eies bleiben nur bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium des Embryos unverändert (Abb. 6). Sobald aber der Embryo in seinem Volumen stark zuzunehmen beginnt, dehnt er die Eimembran aus, be-

¹ Im Sommer 1928 fand ich einmal einen Laich mit 49 Eiern. (Anmerkung zur Korrektur.)

sonders stark wird die Membran an der Stelle, wo der kleinste Parameter der Ellipse verläuft, ausgedehnt. Die äußerliche Membranschicht des Eies platzt sodann an der engsten Stelle des Eies und die Hälften dieser Schicht bilden die Falten (Abb. 7). Eine dieser Falten umringt als kleiner

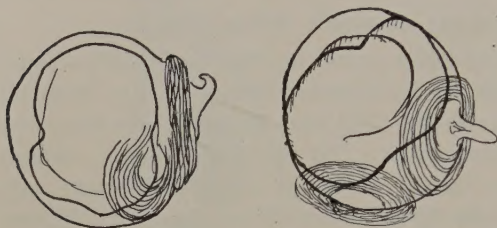


Abb. 7. Eier von *Valvata piscinalis* in einem späten Stadium.
Vergr. $\times 68$.

Wulst den Auswuchs, der sich schließlich oft zu einem Haken krümmt; die andere Hälfte verschiebt sich mit der Warze zusammen gewöhnlich ziemlich nahe in der Richtung der ersten Hälfte und kann sich auch in ringförmige

Falten zusammenziehen. Die innere Schicht der Eimembran dehnt sich aus und der Embryo, der auf diesem Stadium mit einer Schale umgeben ist und der einen bedeutenden Teil seiner Dotter ausgenützt hat, rotiert jetzt im flüssigen Eiweiß innerhalb dieser Membran. Das ganze Ei nimmt allmählich die Form einer regelmäßigen Kugel an, wobei der Durchmesser der Kugel wächst. Nach meinen Messungen war die Länge der langen Eiachse, solange die Außenschicht der Membran noch unverletzt blieb, 0,333 mm (Abb. 6). Nach zwei Tagen, nachdem die Außenschicht der Eimembran geplatzt war, betrug die Länge des großen Durchmessers schon 0,433 mm (Abb. 8). Nach Verlauf noch eines Tages, als das Ei die

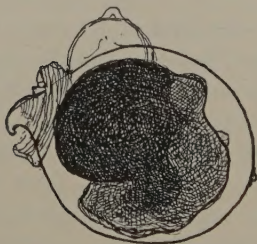


Abb. 8. Ei von *Valvata piscinalis* in einem späten Stadium. Das Ei geschwellt; eine Hälfte der äußeren Schicht in Falten zusammengezogen, die andere Hälfte glatt. Vergr. $\times 68$.

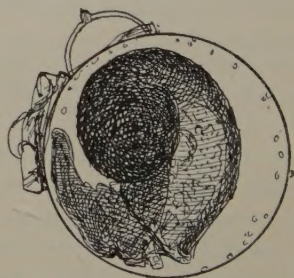


Abb. 9. Ei von *Valvata piscinalis* in einem noch späteren Stadium. Das Ei hat die Form einer Kugel angenommen. Vergr. $\times 68$.

Form einer ganz regelmäßigen Kugel angenommen hatte und der Embryo schon einen langen Fuß und gut entwickelte Fühler aufwies und durchsichtiger geworden war, betrug der Durchmesser des Eies 0,5 mm (Abb. 9). Also ändert sich während embryonaler Entwicklung von *Valvata piscinalis* die Form und die Dimension der Eier stark, weil die

Außenschicht der Eimembran platzt und darauf Entwicklung innerhalb der inneren äußerst dehnbaren Schicht der Eimembran erfolgt.

Die Laiche von *Valvata piscinalis* fand ich in dem Flusse Kljasma von Ende Mai bis Ende August.

Ordnung Pulmonata.

Fam. Lymnaeidae.

Gattungen *Lymnaea* und *Myxas*.

Die Laiche der *Pulmonata* weisen eine echte liegende Kapsel auf (*capsula vera et strato jacens*). Die Laiche der Familie *Lymnaeidae* gehören zum Typus der *konvexen Laiche* (*capsula gibbosa*), die komplizierter als die flachen Laiche gebaut sind. Solch ein Laich stellt eine verlängerte oder ovale durchsichtige Kapsel vor, die von einer Seite konvex ist und mit der anderen flachen Seite an den im Wasser schwimmenden Blättern oder Stengeln befestigt ist. Der Laich kann auch an Balken, Baumzweige, Wurzeln, Schalen von Schnecken und an andere im Wasser befindliche Gegenstände abgelegt werden. Die Kapsel der *Lymnaeidae* besitzt gewöhnlich eine durchsichtige, geschichtete und ziemlich dicke Hülle, in welcher sich ein durchsichtiger Schleim mit darin eingebetteten Eiern befindet. Ein jedes Ei ist von zwei Membranen bekleidet: die eine innere Membran ist dicht, stark lichtbrechend — ich nenne diese Membran *membrana interna sive solida*, — die andere, — die Außenmembran — ist breiter, scheint immer mehrschichtig zu sein und kann nur bei der Einstellung eines kleinen Diaphragma bemerkt werden. Diese Membran nenne ich *membrana externa sive lamellata*. Die alleräußerste Schicht dieser Membran ist oft mit Strängen, die inmitten des Schleims zur Kapselwand verlaufen und an die letztere von innen befestigt sind, verbunden. Dadurch bewahrt das Ei im Laich der Gattung *Lymnaea* seine Stellung inmitten anderer Eier, weil es durch die Stränge aufgehängt und befestigt ist. In der Gattung *Myxas* (*Amphipeplea*) gehen die Stränge als dicke Äste von der langen Seite der Kapselhülle ab; die Verzweigungen dieser Äste treten mit den Verzweigungen der entgegengesetzten Äste in Verbindung und bilden auf diese Weise eine Art von netzigen Scheidewänden, durch die die Eier voneinander getrennt werden. Die zweite äußere Eimembran und die Stränge wurden von den Forschern nicht beschrieben, obwohl der Bau dieser Gebilde, ebenso wie der äußeren Laichhülle als Merkmale dienen können, nach denen man bestimmen kann, zu welcher Art der entsprechende Laich gehört. Die Laichform, seine Dicke, die Konsistenz des Schleims, die Struktur der äußeren Hülle, die Dicke der Stränge, ihre Verteilung, Größe und Form der Eier, die Eierzahl variieren bei verschiedenen *Lymnaea*-Arten und bei *Myxas*. Einige dieser Merkmale, z. B. die Form und Größe der Laiche und die Eierzahl variieren auch individuell stark.

Der Laich von *Lymnaea stagnalis* L. (Abb. 10).

Der Laich der Spitzhornschncke, *Lymnaea stagnalis*, kann die größte Länge unter den Laichen aller unserer Süßwasserschncken erreichen. Die größten Dimensionen derselben gibt HAZAY an; LAMPERT und andere wiederholen seine Angaben (45—55 mm). Ich selbst fand in dem Kljasma Laiche von einer Länge bis zu 65 mm, Ebenso muß auch die Amplitude der Schwankungen von Eizahlen im Laich als größer angenommen werden. Statt des von HAZAY und LAMPERT angeführten Maximums (180 Eier) und des von MOQUIN-TANDON angegebenen Minimums (40 Eier) kann ich auf Grund meiner Beobachtungen folgende Zahlen geben: Maximum — 275 Eier und Minimum — 2 Eier. Die Eiablage erfolgt bei dieser Art am öftesten an auf dem Wasser schwimmenden Blätter von *Nymphaea alba*, *Nuphar luteum*, *Potamogeton natans*, *Hydrocharis morsus ranae* und anderen Pflanzen, doch kann der Laich auch an untergetauchten Stengeln und Blättern und überhaupt an allershand im Wasser befindlichen Gegenständen abgelegt werden. Im Gegensatz zum Laich der ohrförmigen Schlammsschncke, der gewöhnlich in Hufeisenform abgelegt wird, ist die Krümmung des Laiches von *Lymnaea stagnalis* gewöhnlich unbedeutend; längs der graden Schilfrohrhalme wird der Laich ganz gradlinig abgelegt. Doch kann die Form des Laiches nicht als systematisches Artmerkmal dienen, da dieselbe stark individuell und auch in Abhängigkeit vom Substrat variiert¹.

Um so mehr ist der innere Bau des Laiches und die Eiform für *Lymnaea stagnalis* charakteristisch und zwar unabhängig davon, ob 2 oder 275 Eier vorhanden sind. Die Kapselhülle (*tunica capsulae*) ist dünn und mehrschichtig: ihre Ränder sind sehr glatt. Nur an der Stelle, wo der Laich beendet wird und wo die Schncke denselben abschließt, entsteht ein Pfropfen von einer unregelmäßigen Gestalt. Diese Hülle zeichnet sich, wie ich denke, bei *Lymnaea stagnalis* durch eine größere Festigkeit, als die Hülle der Laiche von *Lymnaea auricularia* und *L. ovata* aus, denn das parasitische Rädertier *Proales gigantea* wird in den Laichen von *L. stagnalis* nur als eine sehr seltene Ausnahme gefunden. In den Laichen von anderen Mollusken (*L. auricularia*, *L. ovata*, *Myxas glutinosa*, *Physa fontinalis*) findet sich dieses Rädertier sehr oft.

Die Eier *L. stagnalis* sind die größten in der ganzen Gattung *Lymnaea*. Sie haben eine Länge von 1,3 mm und eine Breite von etwas weniger als 1 mm. Die Messungen dieser Eier und der Eier anderer *Lymnaea*-Arten erfolgten gemäß der Grenze der inneren Membran. Die äußere geschichtete Membran wurde dabei nicht beachtet. Verschiedene Autoren (BOUCHARD-CHANTEREAUX, MOQUIN-TANDON, HAZAY) geben größere Zahlen, bis zu 2 mm an; einige Autoren sogar Zahlen bis 2,2 mm. Das ist

¹ Die Abbildung von ROSSMÄSSLER zeigt zwar nicht den inneren Bau des Laichs, gibt aber eine ziemlich genaue Vorstellung von der äußeren Form desselben.

nicht richtig, wenigstens nicht für die im Flusse Kljasma gefundenen Laiche. Die Eier liegen im Laiche ohne Ordnung und befinden sich zuweilen eins über dem anderen. Die Kapselhülle wird infolge des Druckes von innen, den die Eier ausüben, schwach wellig. Jedes Ei ist von zwei Membranen, wie oben beschrieben, bekleidet. Die äußere geschichtete Membran (*membrana externa*) ist im Vergleich zu anderen äußeren Membranen aller übrigen *Lymnaea* sehr dünn. Auch die Schichtung dieser Membran ist wenig bemerkbar. Diese Außenschicht tritt schärfer hervor. (Die Abb. 10 zeigt nur diese eine Schicht). Diese größere Schärfe der Außenschicht der Außenmembran im Vergleich zu anderen Schichten ist nur für Eier *L. stagnalis* charakteristisch. Ebenso sind auch die Stränge (*fila*) sehr dünn, deren Verzweigungen zuweilen schwer zu verfolgen sind.

An der inneren Eimembran (Abb. 15a) kann zuweilen eine sehr feine Zeichnung bemerkt werden, die ein Bündel von sehr zarten Linien vorstellt. Einige dieser Linien sind geradlinig, die anderen etwas wellig. Sie werden von einer oder zwei kurzen Linien quer durchschnitten. Es ist möglich, daß eine solche Zeichnung eine Falte vorstellt, durch welche die Bildung der inneren Eimembran abgeschlossen wurde.

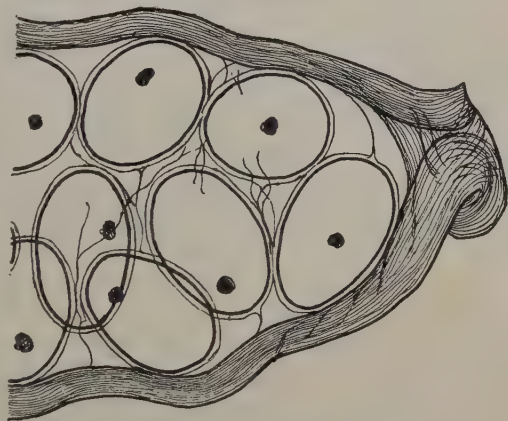


Abb. 10. Laich von *Lymnaea stagnalis*. Vergr. $\times 16$.

HAZAY nimmt als ein typisches Merkmal für den Laich der einen oder der anderen Art eine bestimmte Nuance der Laichfarbe an. Ich halte dieses Merkmal nicht für beständig. Die Nuance der Laichfarbe hängt stark von dem Grunde ab, auf dem er betrachtet wird, und steht auch in Zusammenhang mit dem Entwicklungsstadium des Embryos von *Lymnaea* in den Eiern des Laiches. Doch kann ich die Beobachtung von N. A. WARNECK, die er am Laiche von *Lymnaea* schon 1850 gemacht hatte, vollständig bestätigen. Dieser ausgezeichnete Beobachter, der bei der Befruchtung an lebenden Eiern von *Limax* zwei Kerne, 25 Jahre bevor das an anderen Objekten BÜTSCHLI, FOL, OSCAR HERTWIG und ED. VAN BENEDEN festgestellt hatten, beobachtet hat, zeigte, daß der Laich von *Lymnaea* gleich nach der Eiablage die Nuance von milchigem undurchsichtigem Glas hat, doch erhält der Laich fast sofort im Wasser eine vollständige Durchsichtigkeit. Die milchige Färbung des Laiches

hängt nach der Meinung dieses Verfassers von der feinkörnigen Struktur der Außenschicht, die die ganze Masse des Laiches bekleidet, ab. „Im Wasser“, sagt WARNECK weiter, „lösen sich die Körner des Schleimes oder der äußeren Schicht nach einiger Zeit auf; die milchige Färbung verliert sich und der Laich wird ganz durchsichtig und klar“¹.

Der Laich von *Lymnaea auricularia* und *Lymnaea ovata* DRAP. (Abb. 11).

Der Laich von *Lymnaea auricularia* unterscheidet sich durch andere Merkmale. Er ist charakteristisch gebogen, gewöhnlich in Form eines Hufeisens². Der Laich erreicht oft eine Länge von 40 mm, zuweilen auch mehr. So fand ich einmal ein Laich von 63 mm Länge. Die Breite des Laiches ist bedeutend größer, als bei *L. stagnalis*. Die Eier im Laich kommen hier noch enger zu liegen, als bei der vorhergehenden Art, sie sind oft übereinander gehäuft. Die Kapselhülle besitzt hier eine gröbere Schichtung und ist viel welliger als bei *L. stagnalis*; die Stränge sind dicker. Doch besonders unterscheiden sich die Eier durch ihre Größe, Form und den Charakter der Außenmembran. Die Länge der Eier beträgt nach meinen Messungen nur 0,8—1,03 mm. Hier weichen meine Beobachtungen stark von den Beobachtungen der französischen Verfasser ab, welche für die Länge Zahlen von 1,5—1,75 mm angeben. Doch schienen die älteren Verfasser die Messung der Eier ungefähr, nach dem Augenmaß durchzuführen; ich habe aber bei meinen Messungen das Okularmikrometer benutzt. Die Eier von *L. auricularia* sind tatsächlich im Vergleich mit den Eiern von *L. stagnalis*, *Physa*, *Aplexa* und *Myxa* sehr klein.

Die Form der Eier ist auch sehr charakteristisch. Man darf sie allerdings nicht als „kugelförmig“ bezeichnen, wie dieses HAZAY und andere tun, die Eier sind eher kurzovalförmig. Die Form wird durch das Verhältnis der langen Achse zur kurzen am besten charakterisiert. Dieses Verhältnis ist hier (bei einer Eibreite von 0,68—0,8 mm) 5 : 4, während dieses Verhältnis bei *L. stagnalis* fast 3 : 2 beträgt. Die Eierzahl übertrifft bedeutend alle Zahlen, die von verschiedenen Autoren angeführt

¹ Es muß auch hervorgehoben werden, daß WARNECK sehr bestimmt die Laichhülle, die wie ein Sack den Schleim mit den Eiern bekleidet, beschreibt. „Nun ist es leicht“, sagt er, „sich davon zu überzeugen, daß der Schleim, welcher die Eier untereinander verbindet, ganz verschieden ist von der Schicht, welche alle Eier gemeinschaftlich bekleidet. Der erste verliert nach Austritt der Eier immer mehr und mehr an Konsistenz und wird zäher; der letzte im Gegenteil wird immer dichter und bildet daher die Wandungen eines blinden Sackes; erst zuletzt bei der Entwicklung des Embryos verliert auch er allmählich an Dichtigkeit und verwandelt sich in einen zähen Schleim.“

² Mir scheint der Ausdruck „raupenförmig“, den zuerst PFEIFFER und HAZAY für die Form des Laiches von *L. auricularia* gebrauchte, nicht treffend zu sein. Die Ähnlichkeit mit einer Raupe ist eine äußerst geringe.

wurden (HAZAY und andere geben ein Maximum der Eier 150 an). Ich zählte nicht selten 350 und einmal fand ich 450 Eier.

Ein Vergleich der großen Laiche von *L. stagnalis* und *L. auricularia* läßt die Verschiedenheiten der beiden Laichtypen ins Licht treten. Im Laich der ersten Art von einer Länge von 65 mm zählten wir nur 275 Eier, im Laich der zweiten Art von einer Länge von nur 40 mm zählten wir 350 Eier und in dem obenerwähnten Laich von *L. auricularia* von einer Länge 63 mm waren 450 Eier. Der Unterschied erklärt sich erstens durch die größere Enge, in der die Eier von *L. auricularia* im Laich liegen, zweitens durch die größere Breite ihres Laiches, drittens durch die ge-

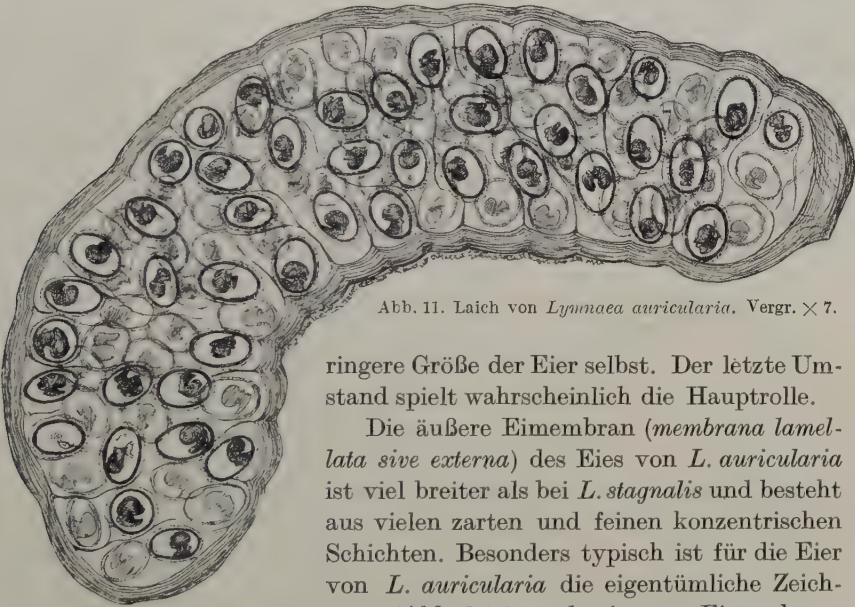


Abb. 11. Laich von *Lymnaea auricularia*. Vergr. $\times 7$.

ringere Größe der Eier selbst. Der letzte Umstand spielt wahrscheinlich die Hauptrolle.

Die äußere Eimembran (*membrana lamellata sive externa*) des Eies von *L. auricularia* ist viel breiter als bei *L. stagnalis* und besteht aus vielen zarten und feinen konzentrischen Schichten. Besonders typisch ist für die Eier von *L. auricularia* die eigentümliche Zeichnung (Abb. 15c) an der inneren Eimembran;

diese Zeichnung tritt hier viel schärfer und prägnanter auf als die Zeichnung auf dem Ei von *L. stagnalis*. Die Zeichnung stellt hier ein etwas gebogenes Horn vor, das an seinem breiten Ende viele feine Zusatzlinien aufweist.

L. stagnalis, *L. auricularia* und *L. ovata* werden zwischen der Ufervegetation im Flußbett, im Altwasser und in kleinen Buchten der Kljasma überall angetroffen. Während aber die Laiche von *L. stagnalis* sich scharf von den Laichen der anderen *Lymnaea* unterscheiden, gelang es mir trotz aller Mühe nicht, bei den anderen Laichen zwei bestimmte und streng verschiedene Typen des Laiches zu konstatieren. Weder nach den Membranen noch nach den Dimensionen und Formen der Eier sowie nach obengenannter Zeichnung an der inneren Membran unterscheiden

sich die Laiche voneinander, obwohl einige Laiche weniger als die anderen gekrümmt waren und kleinere Dimensionen, als andere mehr gekrümmte und längere, aufweisen. Auch die bei mir im Aquarium abgelegten Laiche von *L. auricularia* und *L. ovata* konnten gleichfalls nach dem inneren Bau nicht auseinandergehalten werden. Also ist die oben angeführte Beschreibung des Laiches von *L. auricularia* auch auf den Laich von *L. ovata* zu beziehen¹.

Der Laich von *L. auricularia-ovata* leidet am meisten unter Parasiten. Am häufigsten parasitiert hier das Rädertier *Proales gigantea* GLÄSKOTT. Dieses Rädertier kriecht im Kapselschleim herum und gelangt durch die äußere Eimembran bis zur dichten inneren Eimembran. Dort zieht das Rädertier, wie ich das in einer meiner Arbeiten ausführlich beschrieben habe, sein vorderes und hinteres Ende ein, und nimmt die Form einer Halbkugel an, deren flache Seite gegen das Ei gerichtet ist, und arbeitet lange Zeit mit seinem Kauapparat (Mastax), um die innere Eimembran zu durchbrechen. Wenn das nach mehrstündiger schwerer Arbeit geschehen ist, kriecht das Rädertier in das Eiweiß hinein und rotiert dort lange zusammen mit dem Embryo der *Lymnaea*. An der äußeren Membran bleibt die Spur des Rädertieres nach, welche die Halbkugelform, die dieses Tier während der Arbeit hatte, als kleine Kappe mit zwei Öffnungen, genau wiedergibt. Dann fällt das Rädertier über den Embryo her und tötet ihn. Das Rädertier legt sodann, wie das schon STEVENS beschrieben hat, inmitten der Eimembran des Mollusken seine kleinen Eier, aus denen die junge Generation des Rädertiers ausschlüpft, um sich von den Resten des toten Embryos zu ernähren. Wenn der Embryo verzehrt ist, siedeln die Rädertiere in andere Eier über, vernichten weitere Embryonen von *Lymnaea* und vermehren sich weiter.

Im Laich von *L. auricularia* und *ovata* legen ihre Eier auch die Käfer aus der Familie der *Halipidae* ab, worauf ich in meiner Arbeit 1927 aufmerksam machte. Also entwickeln sich unter einer gemeisamen Laichhülle gleichzeitig die Mollusken und die Käferlarven. Endlich leiden die Laiche von *L. auricularia* auch besonders durch Infektion von Pilzen.

Der Laich von *Lymnaea palustris* MÜLL. (Abb. 12).

Die von mir untersuchten Laiche von *L. palustris* besaßen eine länglich ovale, zuweilen eine nierenförmige Form. Die Länge der Laiche betrug 5—10 mm, die Breite 5 mm. Die Eierzahl war 30—50. Man muß sich nicht wundern, daß meine Angaben diesmal den Angaben anderer

¹ MOQUIN-TANDON beschreibt den Laich von *L. ovata* (unter dem Synonym *L. limosa*) mit fast denselben Ausdrücken wie den Laich von *L. auricularia*. Der Unterschied besteht nur darin, daß die Laiche von *L. auricularia* „plus ou moins courbés en arc“ und die Laiche von *L. ovata* „un peu arqués, quelquefois droit“ sind und die letzten kleiner sind und weniger Eier führen. HAZAY gibt im Gegenteil bei *L. ovata* eine etwas größere Eierzahl an.

Verfasser nachstehen. So beträgt die Kapsellänge nach MOQUIN-TANDON 15—20 mm und die Eizahl 50—90. Ich fand die Laiche von *L. palustris* nur in einigen Waldtümpeln und nur während eines Sommermonats. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Amplitude der Dimensionen der Laiche und der Eierzahl bei größerer Zahl von Beobachtungen sich bedeutend vergrößern würde.

Nach dem inneren Bau des Laiches nähert sich der Laich von *L. palustris* am meisten dem oben beschriebenen Laich von *L. auricularia-ovata*. Die Kapselhülle ist ziemlich glatt, geschichtet und infolge des Druckes der Eier von innen (sie sitzen sehr eng im Laich) etwas wellig. Die Außenmembran des Eies ist ebenso breit wie bei *L. auricularia* und besteht aus zarten, graden Schichten. Die Zeichnung an der inneren Eimembran besteht aus einer langen Längslinie, aus einer sie schief überquerenden anderen Linie und aus einem Bündel von feinsten Linien zwischen diesen beiden Linien (Abb. 15d). Ich habe nur wenige Laiche untersucht und daher kann ich nicht bestimmt sagen, ob die Zeichnung an der Membran immer dieselbe ist. Die Eidimensionen von *L. palustris* sind etwas kleiner als die von *L. auricularia*: die Länge beträgt 0,8 mm, die Breite 0,65 mm. Was die Stränge an betrifft, so sind dieselben dünner als in den Laichen von *L. auricularia*.

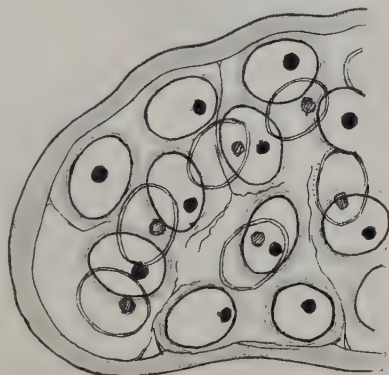


Abb. 12. Laich von *Lymnaea palustris*.
Vergr. $\times 11$.

In den Laichen von *L. palustris* werden zuweilen Eier von Insekten (*Halipidae?*) vorgefunden.

Der Laich von *Lymnaea peregra* MÜLL. (Abb. 13).

Viel schärfer unterscheidet sich vom Laich von *L. auricularia* und *ovata* der Laich von *L. peregra*, den ich in verschiedenen Waldtümpeln gefunden habe. Die Laiche dieser Schnecken werden auf verschiedene Zweige, Wurzeln und andere unter Wasser befindliche Gegenstände abgelegt und besitzen eine ziemlich zarte Konsistenz. Die von mir untersuchten Laiche hatten bis zu 10 mm Länge und 3—4 mm Breite. Die Eierzahl schwankte zwischen 20 und 30. Wieder gibt MOQUIN-TANDON für die Laiche dieser Mollusken viel größere Eizahlen an. PICARD führt die Beobachtungen von GARGNIER an, der 26 Laiche einer Schnecke, die im Aquarium abgelegt wurden, untersuchte. Im größten Laich zählte GARGNIER bis zu 180 Eier!

Die Eier sitzen im Laich dieses Mollusken nach meinen Beobach-

tungen ziemlich lose in einer großen Entfernung voneinander. Sie werden durch *sehr lange* und *breite* Stränge, die sich von innen an die Kapselhülle befestigen und im Schleim ein

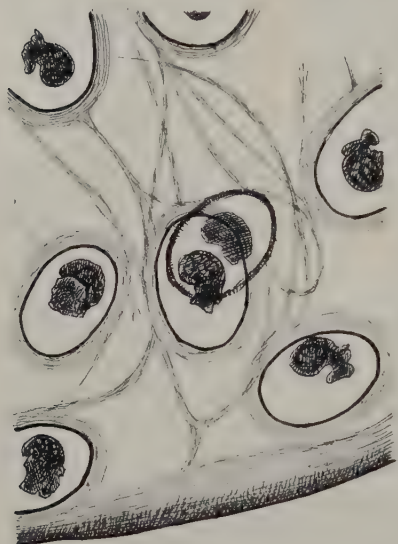


Abb. 13. Laich von *Lymnaea peregra*. Vergr. $\times 16$.

ziemlich kompliziertes Netz bilden, festgehalten. Die Kapselhülle ist nicht überall von derselben Breite. Ihre äußeren Schichten sind mehr einander genähert, als die Innenschichten. Die *membrana externa* der Eier von *L. peregra* unterscheidet sich durch nichts von der der Eier von *L. auricularia* und *L. palustris*. An der inneren Membran beobachtete ich keine Zeichnung (Abb. 15b). Doch ist es möglich, daß ich eine Zeichnung hier übersehen habe, weil ich die Laiche von *L. peregra* zu einer Zeit untersuchte, da ich noch nicht durch die Zeichnungen auf anderen Laichen darauf aufmerksam geworden war¹. Nach den Dimensionen nehmen die Eier

von *L. peregra* eine Zwischenstellung zwischen *L. stagnalis* und *L. auricularia* ein. Ihre Länge beträgt 1—1,1 und ihre Breite 0,7—0,8 mm.

Der Laich von *Lymnaea truncatula* MÜLL. (Abb. 14).

Die Laiche von *L. truncatula*, die ich auf Stöcken, Wurzeln und ähnlichen Gegenständen in Wegegräben und Pfützen gefunden habe, sind die kleinsten Laiche in der Gattung *Lymnaea*. Der Laich ist hier fast rund oder oval, seine Länge beträgt 3—4 mm und die Breite ist 2—2,3 mm². Die Kapselhülle umgibt als eine sehr dünne Haut den Schleim, in dem die Eier eingebettet sind; sie ist gewöhnlich mit Sandkörnern, Schmutzklümpchen, Algen usw. bedeckt. Im Inneren befinden sich 5 bis 10 Eier, die ziemlich frei liegen. Die Außenmembran der Eier (*membrana externa*) ist fast genau die gleiche wie die Membran der vier obengenannten Arten.

Eine Zeichnung an der inneren Membran (*membrana interna*) scheint nicht vorhanden zu sein (Abb. 15e). Ihren Dimensionen nach sind die

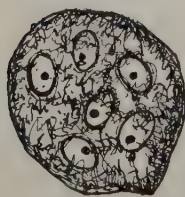


Abb. 14. Laich von *Lymnaea truncatula*. Vergr. $\times 9$.

¹ Im Sommer 1928 hatte ich mich überzeugt, daß es auch bei der *L. peregra* auf der inneren Eimembran eine Zeichnung gibt, die der Zeichnung der *L. stagnalis* ähnlich, aber breiter und kürzer ist. (Anmerkung zur Korrektur.)

² MOQUIN-TANDON gibt hier wieder größere Zahlen an.

Eier die kleinsten in der Gattung *Lymnaea*. Die Länge des Eies beträgt 0,66—0,7 mm, die Breite 0,5—0,55 mm. Der Laich entbehrt gänzlich der Stränge, was vielleicht mit der Dünne der Kapselhülle im Zusammenhang steht.

Wenn man die Angaben über die Laiche einzelner Arten der Gattung *Lymnaea* zusammenstellt, so kann man zu folgenden Schlüssen, die für die Systematik dieser Form von Interesse sein können, kommen. Nach dem Charakter der Eier selbst (längliche Form derselben, ihre schmale

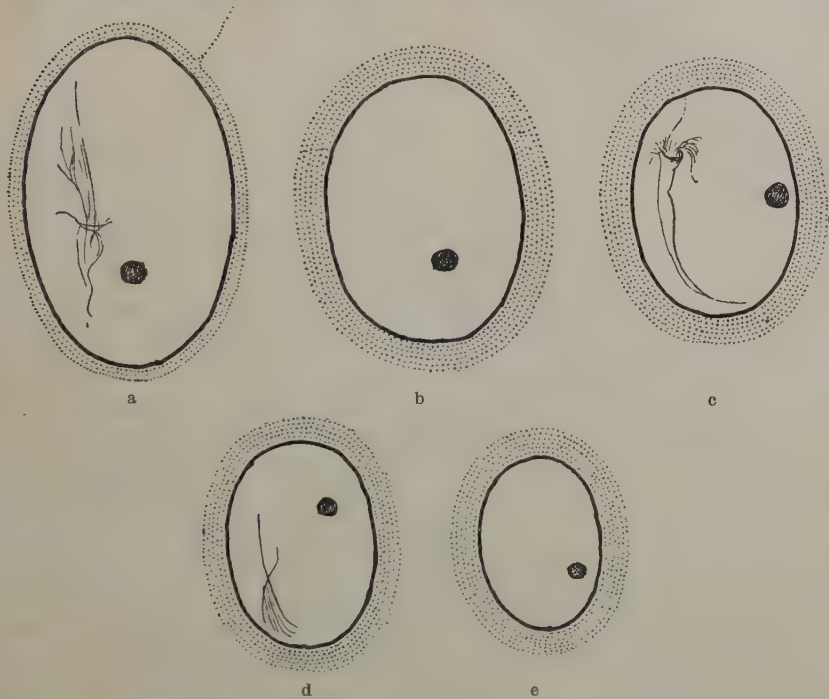


Abb. 15. Eier von *Lymnaea stagnalis* (a), *L. peregra* (b), *L. auricularia* (c), *L. palustris* (d), und *L. truncatula* (e). Vergr. $\times 33$.

äußere Membran) stehen die Laiche von *L. stagnalis* etwas abseits von den Laichen anderer Arten, deren Eier nach ihrem Baue einander sehr nahe stehen. Nach dem Charakter der Kapsel (dünne Hülle, Fehlen von Strängen) unterscheidet sich von dieser zweiten Gruppe *L. truncatula*. Nach den Eigenschaften der Stränge und nach der losen Lage der Eier innerhalb der Kapsel unterscheidet sich von den übrigen Arten der Laich von *L. peregra*. Schließlich zeichnet sich der Laich von *L. palustris* von den Laichen von *L. auricularia* und *L. ovata* durch unbedeutende Details (etwas dünnere Stränge, etwas kleinere Dimensionen der Eier, eine andere Zeichnung an der inneren Membran, weniger wellige Kapsel-

hülle) aus. Die Laiche von *L. auricularia* und *L. ovata* unterscheiden sich nach ihrem inneren Bau nicht voneinander.

Der Laich von *Myxas* (*Amphipeplea*) *glutinosa* MÜLL. (Abb. 16).

Den Laichen von *Lymnaea* stehen die Laiche der Mantelschnecke *Myxas* (*Amphipeplea*) *glutinosa* nahe. Diese Schnecke mit einem dicken Fuß, welchen sie nicht in ihre Schale einzuziehen vermag und mit einem Mantel, dessen Rand über die Schale von oben gebogen ist, legt ihre wunderbar durchsichtigen, geraden und nur etwas gebogenen niedrigen Laiche (in denen die Eier meist nur eine horizontale Schicht bilden) gewöhnlich an unter Wasser befindliche Blätter und Stengel der Pflanzen, z. B. an Blätter von *Stratiotes aloides*, *Potamogeton perfoliatus* usw. Die Mehrzahl der Verfasser ist darin einig, daß diese Schnecke nur ein Jahr lebt. Gewöhnlich treten in der zweiten Sommerhälfte kleine Exemplare der *Myxas* auf und es werden ihre kurzen Laiche mit einer kleinen Eizahl gefunden. Zum Herbst vergrößern sich die Dimensionen der Mollusken ebenso wie die Dimensionen ihrer Laiche. Diese Laiche der zweiten Sommerhälfte überschreiten nicht die Länge von 15 mm und die Eierzahl in diesen Laichen beträgt gewöhnlich nicht mehr als 25. Im Anfang des Sommers trifft man überwinterte große Exemplare von Schnecken an und die Laiche erreichen größere Dimensionen. In den Laichen wird zu dieser Zeit auch eine größere Eierzahl gefunden. So hatte der maximale von mir im Anfang des Sommers gefundene Laich 35 mm Länge und die Eierzahl betrug 57. (Die in der Literatur angegebenen maximalen Zahlen sind viel kleiner: MOQUIN-TANDON gibt eine Länge des Laiches von 20 mm und die Zahl der Eier als 40.) Wahrscheinlich werden diese großen Laiche durch überwinterte Schnecken des vergangenen Jahres abgelegt. In der Sommermitte stirbt die Mehrzahl dieser Generation aus und die Laiche verschwinden. Allmählich kommen junge Tiere zum Vorschein, die aus Frühjahrslaichen entstammt sind, und legen neue Laiche ab.

Der Bau der Laiche von *Myxas* ist sehr typisch. Die Kapselhülle ist mehrschichtig und erhebt sich in einer Reihe flacher niedriger Stufen. Unter dem Druck der Eier, die im Laiche in einer bestimmten regelmäßigen Ordnung verteilt sind, wird diese Hülle wellig gebogen. Die Eier sind, wie das schon gesagt wurde in einer einzigen horizontalen Schicht verteilt. Doch wenn man den Laich von oben betrachtet, so gewahrt man, daß die Eier in zwei Reihen liegen (selten in drei Reihen¹), wobei die Eier der einen Reihe mit den Eiern der zweiten Reihe abwechseln. Dieses Abwechseln der Eier bei der Gattung *Myxas* ist regelmäßiger, als bei der Gattung *Bithynia*. Man kann diese zwei Laiche ver-

¹ In diesem Falle, wie ich mich im Sommer 1928 überzeugt hatte, liegt die dritte Reihe etwas höher, als die zwei anderen. (Anmerkung zur Korrektur.)

wechseln, d.h. den Laich von *Myxas* für den Laich von *Bithynia* halten, wenn man sich bei der Bestimmung auf die schematische Zeichnung des *Bithynia*-Laiches, die bei HENTSCHEL angeführt ist, stützt; doch sind die

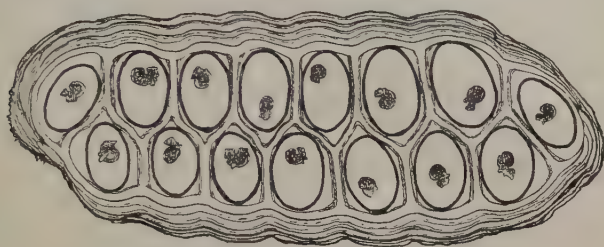


Abb. 16. Laich von *Myxas glutinosa*. Vergr. $\times 9$.

Laiche ihrem Wesen nach, wie wir gesehen haben, nach ganz verschiedenen Prinzipien gebaut. Die Ähnlichkeit des Laiches von *Myxas* mit dem von *Bithynia*, wenn man die beiden von der Oberfläche aus betrachtet, steigert deswegen, weil jedes *Myxas*-Ei so aussieht als läge es zwischen Scheidewänden, durch welche es von den Nachbareiern abgetrennt ist. Diese Scheidewände haben von oben aus betrachtet, die Form des Buchstaben Y. Jedes Ei kommt zwischen den Gabelungen des Y zu liegen. Doch kann man sich bei einer genaueren Untersuchung überzeugen, daß die Scheidewände zwischen den Eiern nicht unterbrochen sind. Das sind Stränge, die von der Kapselhülle als dicke Äste abgehen und in den Zwischenräumen zwischen den Nachbareiern zu liegen kommen. Trifft so ein Strang ein Ei der entgegengesetzten Seite, so verzweigt er sich in mehrere Zweige (gewöhnlich 4), die diese Eier umfassen. Einige dieser Zweige gehen in Zweige entsprechender Stränge der anderen Seite über. Die Scheidewände der Gattung *Bithynia* sind, wie wir sahen, vereinigte Membranen der Nachbareier. Die Scheidewände von *Myxas* aber sind veränderte und verdickte Stränge der Laiche der Gattung *Lymnaea*. Ihre Ähnlichkeit mit Scheidewänden steigert sich noch dadurch, daß die Verzweigungen der Stränge an ihrer Basis mit einer Art Schwimnhaut verbunden sind. Die wirklichen Verhältnisse der Stränge sind der Abb. 17 zu entnehmen.

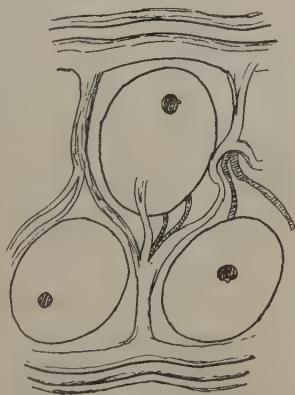


Abb. 17. Stränge im Laich von *Myxas glutinosa*. Vergr. $\times 15$.

Die Eidimensionen von *Myxas* kommen denen der Eier von *L. stagnalis* fast gleich und schwanken zwischen 1,2 und 1,4 mm, entgegen den Angaben von MOQUIN-TANDON (0,75 mm). Die äußerliche Ei-

membran (*membrana externa*) ist dermaßen dünn, daß sie fast nicht bemerkt wird. Nichtsdestoweniger kann dieselbe an einem aus dem Laich isolierten Ei festgestellt werden.

Der Laich von *Myxas glutinosa* wird oft durch das Rädertier *Proales gigantea* befallen, welches hier ebenso verfährt wie im Laich von *L. auricularia*.

Die Laiche von *Myxas* gehören nach ihrer Durchsichtigkeit und nach der Feinheit der Zeichnung zu den allerzierlichsten Laichen.

Fam. Physidae.

Gattungen *Physa* und *Aplexa*.

Der Laich von *Physa fontinalis* L. (Abb. 18).

Eine vorzügliche Abbildung des Laichs der Blasenschnecke *Physa* findet sich (eine Seitenansicht) bei PFEIFFER (siehe seine Tafel VIII, 2). Man sieht, daß dieser kleine, kurze Laich sehr hoch und konvex ist. Durch diese Eigenschaft zeichnet sich auch der Laich einer anderen Wasserschnecke mit einer links gewundenen Schale — *Aplexa hypnorum* aus. Die Laiche von *Physa* sind nicht „länglichlich-oval“ wie sie durch HAZAY charakterisiert werden, sondern eher kurz-oval. Die Laiche aller Süßwassergastropoden sind durchsichtig, doch zeichnen sich die Laiche

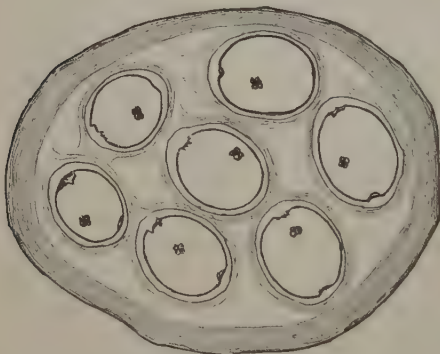


Abb. 18. Laich von *Physa fontinalis*. Vergr. $\times 12$.



Abb. 19. Ei von *Physa fontinalis*. Vergr. $\times 19$.

von *Physa* auch unter ihnen durch ihre ganz besondere Durchsichtigkeit aus. Im Flusse Kljasma fand ich kürzere Laiche (10 mm und weniger) als sie HAZAY für *Physa* aus der Nähe von Budapest angibt. Die Eierzahl ist für den Fluß Kljasma auch kleiner (gewöhnlich gegen 10, seltener 16—20), HAZAY gibt für die Eier die Zahl 20—30 an.

Die Kapselhülle ist dünn-schichtig, nicht wellig und nicht breit; die Eier liegen in der Kapsel ziemlich frei. Die Eier sind kurz oval, fast rund (Abb. 19). Die Eierlänge beträgt nach meinen Messungen 0,92—0,97 mm

und die Breite 0,7—0,78 mm. An einem oder an beiden Enden sind die Eier (an den Polen) etwas eingedrückt. Die äußere Eimembran ist sehr eigenartig. Die Konturen der Eimembranschichten scheinen hier im optischen Schnitt wie mit einer feinen Nadel gezeichnet. Zwei Schichten dieser Membran zeichnen sich durch größere Dicke und größere Schärfe aus. An den Eipolen heben sich diese Schichten entweder ab oder werden etwas verdickt. Stränge, wie sie in den Laichen von *Lymnaea* vorhanden sind, gibt es hier nicht, doch werden die Ränder der alleräußersten Membranschicht oft nach den Seiten abgebogen. Die innere Eimembran scheint sehr dick zu sein¹.

Die Laiche von *Physa fontinalis* befinden sich im Kljasmafluß und in seinen Buchten sehr gewöhnlich an schwimmenden und untergetauchten Blättern. Die massenhafte Eiablage erfolgt in der Sommermitte von Juli bis zur ersten Augushälfte. Die Laiche von *Physa fontinalis* werden gleichfalls oft von dem Rädertier *Proales gigantea* überfallen. Auch die Käfer aus Familie der *Halophilidae* legen in die Laiche von *Physa fontinalis* zuweilen ihre Eier ab.

Der Laich von *Aplexa hypnorum* L. (Abb. 20).

Es ist nicht zu verwundern, daß *Aplexa hypnorum*, die von den älteren Autoren in die Gattung *Physa* eingereiht wurde, einen Laich aufweist, der dem Laich dieser letzten Gattung ähnlich ist. MOQUIN-TANDON gibt folgende Charakteristik des Laichs von *Aplexa hypnorum*: „Paquets d'oeufs oblongs ou cylindriques, quelquefois ovoïdes ou arrondis, très obtus aux extrémités, souvent courbés en arc, longues de 6 à 10 mm, larges de 3 ou 4, déprimés, composés d'une matière gélatineuse, hyaline, incolore, revêtue d'une membrane très fine, unie et transparente. Chaque paquet contient de 8—20 oeufs, rarement moins, sur un seul plan. Oeufs ovoïdes, avec un grand diamètre de Imm. environ“. PFEIFFER beschreibt diesen Laich in ähnlicher Weise.

Nach diesen im allgemeinen richtigen, wenn auch nicht sehr ausführlichen Beschreibungen des Laichs von *Aplexa*, die von alten Autoren gemacht worden sind, ist die Beschreibung, die HAZAY gibt, etwas unerwartet. Er schreibt: „*Physa hypnorum* legt den Laich in ganz flachen, rundlichen Scheiben von 4—7 mm Durchmesser mit $\frac{2}{3}$ mm Dicke mit den Enden gegen- und aneinander geheftet. Die Eierchen sind so dicht aneinander gepreßt, daß sie hierdurch vielseitig erscheinen; einzeln stehende sind rund $\frac{1}{2}$ mm groß; ihre Anzahl wechselt zwischen 20—50; in einer kleineren Scheibe von 4 mm Durchmesser waren 40 Eierchen zusammengepreßt. Der Umhüllungsschleim ist wasserhell; das Eiweiß leicht gelblich“.

¹ HAZAY unterscheidet bei *Physa fontinalis* zwei Membranen, eine dünne zarte und eine zweite dickere und dichte. Doch gibt er weder eine Abbildung noch eine genauere Beschreibung.

Diese Beschreibung bezieht sich wie es scheint auf den Laich irgend-einer *Planorbis*-Art, bei denen wirklich flache scheibenförmige Laiche vorkommen, die oft ein gelblich gefärbtes Eiweiß in ihren Eiern führen

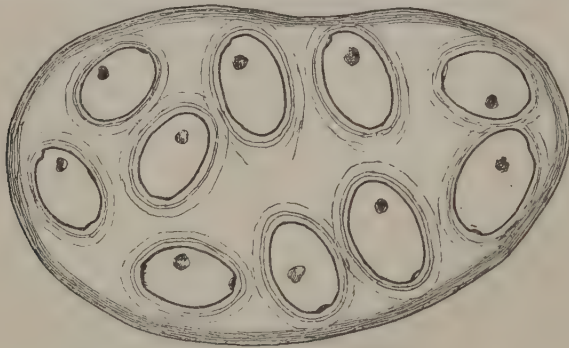


Abb. 20. Laich von *Aplexa hypnorum*. Vergr. $\times 10,5$.

und ziemlich oft in Waldpfützen zusammen mit *Aplexa* vorgefunden werden. Daß meine Vermutung richtig ist, wird durch die Beschreibung des aus dem Ei ausgeschlüpften Tieres bestätigt. „Die Schale“, sagt HAZAY, — „hat $1\frac{1}{2}$ Windungen und ist einem *Planorbis* ähnlich“. Leider ist dieser Fehler in der Literatur aufgenommen worden; er wird wie ich oben darauf hingewiesen habe, von LAMPERT und einer ganzen Reihe anderer Autoren in ihren populären Schriften wiederholt.



Abb. 21. Ei von *Aplexa hypnorum*. Vergr. $\times 35$.

Der wahre Laich von *Aplexa* hat gar nichts Gemeinsames mit dem von HAZAY beschriebenen. Er ist vor allem *hoch* und *konvex*. Die von mir gemessenen Laiche, welche eine Länge von 7 mm aufwiesen, hatten eine Dicke von nicht $\frac{2}{3}$ mm, sondern von 3,5 mm, d. h. sie waren 5 mal dicker als die von HAZAY angegebenen Laiche. Der Laich ist nicht scheibenförmig, sondern, wie darauf schon alte Autoren hingewiesen haben — rundlich-oval, nierenförmig. Ich fand diese Laiche von *Aplexa* in austrocknenden Waldpfützen, im Schlamm; sie waren nicht angeheftet, sondern lagen

frei, wie es schon früher PFEIFFER bemerkt hat. Eben solche Laiche wurden bei mir im Aquarium durch eingefangene *Aplexa* abgelegt.

Die Eier liegen im Laich ebenso wie die Eier von *Physa fontinalis* frei ohne Stränge und berühren einander nicht (folglich kann von einer Polyedrität der Eier hier keine Rede sein) und besitzen an ihren spitzen

Enden schwache Einstülpungen (Abb. 21). Eine von diesen Einstülpungen befindet sich am äußeren Ende des Eies, die andere nicht ganz am Ende, sondern etwas asymmetrisch seitwärts vom Ende. Ebenso wie die Eier von *Physa fontinalis* zeichnen sich die Eier von *Aplexa* durch eine komplizierte und scharf ausgeprägte geschichtete Membran aus. Die Laiche unterscheiden sich von denen von *Physa* erstens durch eine geringere Dicke der Kapselhülle, zweitens durch eine mehr verlängerte Form des Eies (ihre Länge beträgt nach meinen Messungen 1—1,15 mm und die Breite ist 0,65—0,7 mm), drittens besitzen sie eigenartige *membrana externa* — äußere Eimembran. Dieselbe ist sehr breit. Längs ihrer Mitte verlaufen zwei scharfe konzentrische Konturen, auswärts liegt ein Band schwächerer Konturen; ebensolches Band von schwachen Konturen verläuft auch inwendig zwischen den scharfen Konturen und der inneren Eimembran. Betrachtet man die Membran genauer, so kann man auch zwischen den beiden scharfen Konturen kaum merkliche konzentrische Schichten bemerken. Diese Schichten sind auf der Abbildung nicht abgebildet, weil sie äußerst fein sind. Die Kompliziertheit dieser Eimembran kann, wie es scheint, mit den Austrocknen der Pfützen, wo die *Aplexa* angetroffen werden, in Zusammenhang gebracht werden.

Fam. Planorbidae.

Gattung *Planorbis*.

Für den Laich der Tellerschnecke, *Planorbis*, ist die *flache* Form und das gänzliche Fehlen der *membrana lamellata*, der äußeren schichtigen Eimembran, die für alle oben beschriebenen Laiche der Pulmonaten so typisch ist, charakteristisch. Für den Laich von *Planorbis* ist auch das Fehlen der Scheidenwände, der Stränge und der Zeichnung auf der Eimembran typisch. Die Eier, die von einer einzigen *membrana interna sive solida* bekleidet sind, liegen in einer horizontalen Schicht, doch drücken sie oft einander dermaßen, daß die runde Eiform in eine polygonale übergeht. Infolge einer solchen Einfachheit des Baues der Laiche können morphologische Unterschiede der Laiche von kleinen *Planorbis*-Arten nicht festgestellt werden.

Der Laich von *Planorbis corneus* L. (Abb. 22).

Die Form des Laiches von *Planorbis corneus* ist am besten mit einer Palette ohne Fingerloch zu vergleichen. Der ganze Laich zeichnet sich durch eine rötliche Farbe infolge der Eiweißfärbung aus¹. Der Schleim und die Kapselhülle sind an und für sich farblos. Längs der Ränder der Kapselhülle, an ihrer oberen Seite, verlaufen, einander parallel, feine, gewissermaßen zitternde Linien. Der zentrale Teil des Laiches ist

¹ HAZAY deutet darauf hin, daß diese Färbung des Eiweißes bei *Planorbis* der Blutfarbe der letzteren entspricht.

von diesen Linien frei. Diese Linien zeigen, in welcher Weise der Laich abgelegt wurde. Ein flaches 2—3 Eiddurchmesser breites Band von Eiern

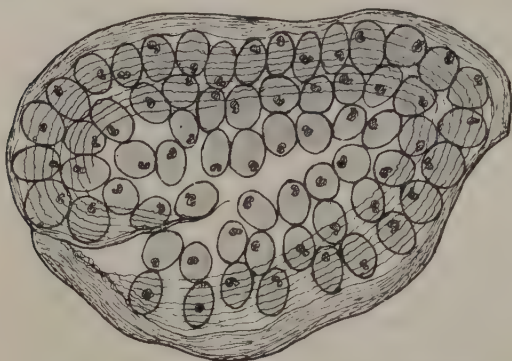


Abb. 22. Laich von *Planorbis corneus*. Vergr. $\times 5$.

wurde rings herum, längs dem Außenrand der Palette abgelegt. Zum Ausgangspunkt zurückgekehrt, bog sich dieses Band nach innen um und füllte mit seinem Ende die Lücke im Inneren des Ringes völlig aus (siehe Abb. 22). Die Länge des Laichs erreicht 15—30 mm. Die Eiform ist rund oder polygonal, je nach dem Druck, den die Eier aufeinander ausüben. Der Durchmesser des Eies beträgt im Durchschnitt 1,2—1,38 mm.

Laiche von anderen *Planorbis*-Arten.

Die Laiche von *Planorbis planorbis* L. sind flach und nicht groß: ihre Dimensionen betragen 5—8 mm. Die Eierzahl beträgt bis zu 25 (nach RABL oft mehr als 30). Die Eiddimensionen sind zweimal kleiner als die der Eier von *Planorbis corneus*, nämlich 0,5—0,55 mm. Die Eier liegen im Schleim eng aneinander an und sind von einer gemeinsamen Hülle, die die Form eines Tellerchens hat, umgeben. Ihr Eiweiß ist von einer gelblichen Farbe. Die flachen Kapseln von *Planorbis planorbis* und *P. corneus* werden oft nicht an flache breite Gegenstände, wie im Wasser schwimmende Blätter oder untergetauchte Stengel und Wurzeln von Pflanzen befestigt, sondern haften an feinen Grashalmen und Stengeln; in diesem Fall können die Ränder der Kapsel sich rings um die Grashalme herum-biegen (Abb. 23).

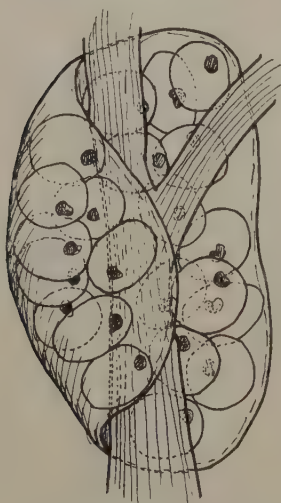


Abb. 23. Laich von *Planorbis planorbis*. Vergr. $\times 20$.

Der Laich von *Pl. vortex* L. unterscheidet sich sehr wenig vom vorigen Laich. Er ist scheibenförmig, hat Dimensionen von 4 bis 5 mm. Die Eierzahl beträgt 10—12. Obwohl die Eier aneinander anliegen, bleiben sie doch rund (siehe auch die Abb. 20 bei SCHERMER).

Die Gelege von *Pl. albus* MÜLL. sind auch winzig klein 3—4 mm groß

und enthalten 5—10 Eier (Abb. 24). Die Dimensionen der einzelnen Eier sind nach meinen Messungen etwas größer als bei *Pl. planorbis*, doch ist das Eiweiß dünnflüssiger und die Eier üben aufeinander einen größeren Druck aus, so daß an den Berührungsstellen gerade Flächen entstehen. Solche Gelege habe ich in Waldpfützen und in der Kljasma gefunden. Die Länge der kurzen Eiachse beträgt im Durchschnitt 0,52 mm, die Länge der langen Achse 0,65 mm.

Der flache, ovale oder scheibenförmige Laich von *Pl. complanatus* L. (Abb. 25) enthält 5—10 Eier. Die Eier sind hier größer als bei voriger Art. Die Querlänge beträgt 0,7—0,75 mm. Die Eier liegen bei dieser Art ebenso eng aneinander wie bei der vorigen Art und bilden von außen rundliche und von innen geradlinige Konturen.

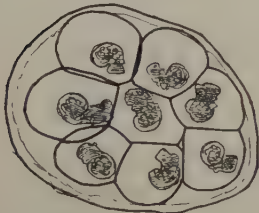


Abb. 24. Laich von *Planorbis albus*.
Vergr. $\times 17$.



Abb. 25. Laich von *Planorbis complanatus*. Vergr. $\times 30$.

Der Laich von *Pl. nitidus* L. erinnert an die vorigen, hier erreicht die Eierzahl 15. Doch waren meine Beobachtungen über die Gelege von verschiedenen *Planorbis*-Arten lückenhaft. Es wäre hier vor allem wichtig hervorzuheben, daß die Gelege der kleinen *Planorbis*-Arten keine besonderen morphologischen Merkmale aufweisen und es fast unmöglich ist, diese Gelege in der Natur auseinanderzuhalten. Ein kleiner Unterschied besteht nur in den Eidimensionen und auch darin, daß die Eier mehr oder weniger eng aneinander liegen. Doch scheint auch das letzte Merkmal in den Gelegen einzelner Arten etwas zu variieren.

SCHERMER führt Abbildungen der Gelege von *Pl. vortex*, *albus*, *complanatus*, *nitidus*, *contortus*, *spirorbis* und *umblicatulus* an. Nach diesen Abbildungen zu urteilen weisen Laiche von *Pl. complanatus* und *nitidus* eine stark zusammengepreßte polygonale Form auf (was ich durch eigene Beobachtungen zu bestätigen vermag), bis zu einem gewissen Grade haben auch die Eier von *Pl. spirorbis* und *contortus* eine ebensolche Form; runde Eier weisen nach SCHERMER die Gelege von *Pl. albus* auf (hier stimmen meine Beobachtungen nicht mit denen von

SCHERMER überein; ich beobachtete bei *Pl. albus* polygonale Eier), ferner von *Pl. vortex* (in Übereinstimmung mit meinen Beobachtungen) und *Pl. umblicatus*.

Fam. Ancyliidae.

Gattung Ancyclus.

Der Laich von *Ancyclus (Acroloxus) lacustris* L. (Abb. 26).

Die Laiche von *Ancyclus lacustris* sind auf den ersten Blick den Gelegen von kleinen *Planorbis*-Arten sehr ähnlich. Ich fand dieselben überall in der KJasma auf *Scirpus*, an Blättern von *Stratiotes aloides*, an *Equisetum*, an den Stengeln von Wasserlilien usw. An auf dem Wasser schwimmenden Blättern kommen diese Laiche seltener vor. Der Laich stellt eine sehr kleine regelmäßige Scheibe von 2—4 mm im Durchmesser vor, die die Form einer Torte hat. Die Eierzahl beträgt nicht selten 2—3.

doch öfter sind bis 10 Eier vorhanden. Die Hülle eines solchen Laiches ist sehr dünn. Während die Gelege der kleinen *Planorbis*-Arten vom Substrat leicht abzunehmen sind, wobei die Eier nicht beschädigt und verschüttet werden, ist es viel schwerer die Gelege von *Ancyclus* abzunehmen. Die Eier liegen in der Hülle frei und es ist fast unmöglich mit einem Skalpel den Laich von der Stelle abzutrennen, wo er abgelegt war, ohne die Eier zu zerstreuen.



Abb. 26. Laich von *Ancyclus lacustris*.
Vergr. $\times 25$.

Unter dem Mikroskop ist es aber immer möglich, die Eier von *Ancyclus* von Eiern von *Planorbis* zu unterscheiden. Die ersten zeichnen sich durch ihre Kleinheit aus. Es sind die kleinsten Eier, die in den hier beschriebenen Laichen der Pulmonaten vorkommen. Der große Durchmesser des Eies ist hier 0,5—0,52 mm, der kleine 0,4 mm. Diese kleine Dimension wird durch den verhältnismäßig geringen Gehalt an Eiweiß erklärt; die Eizelle und das Embryo sind hier auch in den frühen Stadien nicht kleiner, als bei anderen Pulmonaten. Die Eier, die nur mit einer inneren Membran ausgekleidet sind, besitzen eine etwas birnförmige Gestalt, sie sind an dem einen Ende etwas zugespitzt und ungewöhnlich durchsichtig.

Allgemeines über die Laiche der Süßwassergastropoden.

Wir unterscheiden im Laich der Süßwassergastropoden mehrere Komplikationsstufen. Als erste Stufe können wir die Fälle bezeichnen, in denen die Eier aneinander geklebt sind (falsche Kapsel, *capsula falsa Bithynia*), als zweite Stufe können wir diejenige ansehen, wo die Eier im

Schleim eingebettet und von einer gemeinsamen Hülle umgeben sind (echter flacher Laich *capsula vera et plana* Planorbidae und Ancyliidae). Zur dritten Stufe gehören die Laiche (konvexer Laich *capsula gibbosa*), in denen die komplizierten äußeren Eimembranen (*membrana externa*) (*Physidae*) gut entwickelt sind; zur vierten Stufe gehören die Laiche, in denen die Eier an der Hülle befestigt sind oder im Inneren des Laichs an Strängen hängen (*Lymnaea*). Schließlich rechnen wir zur fünften Stufe diejenige Laichen, in welchen diese Stränge besondere netzförmige Scheidewände bilden, zwischen denen die Eier zu liegen kommen (*Myxas*).

Abseits von diesem Schema stehen die Laiche der Gattung *Valvata*, für deren Entwicklung wir vergleichend-morphologischen Materials noch entbehren.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Laiche der Süßwassergastropoden sind in beiliegender Tabelle zusammengestellt. In dieser Tabelle kann man alle von mir beschriebenen Laiche nach ihrer Form, den Bau der Kapsel, nach der Größe des Laichs, dem Bau der Eimembrane, Stränge, Größe, Form und Anzahl der Eier in den Laichen vergleichen. Das von uns untersuchte Material kann sehr bequem in folgender Tabelle zur Bestimmung der Laiche untergebracht werden. Die Gelege der kleinen *Planorbis*-Arten können, da genügende morphologische Unterschiede fehlen, nicht bestimmt werden.

I. Laich mit falscher Kapsel (*capsula falsa*) — Laich von *Bithynia tentaculata*.

II. Laich mit echter Kapsel (*capsula vera*).

A. Stehender Laich (*capsula stans*). Die Eizelle füllt fast das ganze Ei aus; wenig Eiweiß vorhanden. Laich der Gattung *Valvata*.

1. Laich schotenförmig. Laich von *Valvata cristata*

2. Laich kugelförmig Laich von *Valvata piscinalis*

B. Liegender Laich (*capsula substrato jacens*). Laiche der *Pulmonata*.

1. Konvexer Laich (*capsula gibbosa*). Die Eier sind mit zwei Membranen ausgekleidet *membrana externa* und *membrana interna*.

a) Die äußere Eimembran (*membrana externa sive lamellata*) ist differenziert: einige Schichten derselben zeichnen sich durch ihre Schärfe aus. Stränge fehlen. Laich der Familie *Physidae*.

aa) Eier von ovaler Form. Die äußere Eimembran ist sehr breit. In ihrer Mitte verlaufen zwei scharfe Linien, durch die zwei Schichtenbänder mit feineren und zarteren Linien voneinander getrennt werden. Der Laich liegt frei, unbefestigt im Schlamm. Laich von *Aplexa hypnorum*.

Tabelle, welche die Merkmale der Laiche von verschiedenen Süßwassergastropoden-Arten aufzeigt
(Biologische Station)

	Benennung der Mollusken	Kapsel	Form des Laiches	Länge des Laichs in mm	Kapselhülle	Eimembranen
1.	<i>Bithyniatentaculata</i> L.	Falsche (<i>capsula falsa</i>) liegend	Länglich, breit, flach, wabenförmig. Die Eier liegen in einer horizontalen Schicht in zwei und drei Reihen	bis 25, selten 40	Eine unterbrochene Hülle fehlt. Statt einer solch. Hülle abgerundete und verdickte Wände einzeln. Eier	Die Eimembranen bilden einzelne Teile der Außenhülle d. Laiche und bilden Scheidewände zwischen den Waben
2.	<i>Valvata cristata</i> MÜLL.	Echte (<i>capsula vera</i>), dünnwandige, stehende, an einem kurzen Untersatz befestigt	Schotenförmig	0,9—1,2	Doppelkonturiert, dünn, aber dicht. Freies Ende in Form eines Schnäbelchens mit verdickten Wänden zugespitzt.	Doppelkonturierte Membran
3.	<i>Valvata piscinalis</i> MÜLL.	Dasselbe	Kugelförmig	0,98—1,49	Dünn, dicht, schraffiert mit einer kleinen runden Walze	Doppelkonturierte Membran. Während embryonalen Entwicklung platzt die Außenschicht der Eimembran und zieht sich in Falten an einem Eiende zusammen. Die weitere Entwicklung vollzieht sich in einer einlinigen Membran (in der inneren Schicht der früheren Membran)
4.	<i>Lymnaea stagnalis</i> L.	Echte, dichtwandige, liegende	Gewöhnl. geradlinig, schwach gebogen, konvex	bis 65	Sehr eben, schwach wellig, geschichtet	Zwei Membranen: 1) Außenmembran (<i>membrana externa sive lamellata</i>) sehr dünn. Ihre äußere Schicht tritt deutlicher, als die anderen auf. 2) Innenmembran (<i>membrana interna sive solida</i>) dick

f Grund von Beobachtungen des Verfassers am Fluß Kljasma und in der Nähe liegenden Gewässern (Selschewo).

Zeichnung auf der inneren Membran	Stränge oder Fäden im Laich	Form des Eies	Menge des Eiweißes im Ei	Länge des Eies in mm	Breite des Eies in mm	Anzahl der Eier	Anmerkungen, Fundorte, Parasiten usw.
Fehlt	Fehlen	Polygonale Waben mit runden Außenwänden	Viel	In Mittel 1,32	0,9	bis 60 (in Ausnahmefällen bis 98)	In der Kljasma
„	Fäden vorhanden, die m. ihrem verdickten Ende an das spitze Eienende befestigt sind; m. dem anderen Ende haften sie an der Kapselhülle	Zitronenförmig m. einem Knöpfchen an dem einen Ende	Wenig	0,317	0,216	2—3	In Kljasma an untergetauchten Blättern, besonders an <i>Stratiotes aloides</i> befestigt
„	Ebensolche Fäden vorhanden	Zuerst zitronenförmig m. einem Knöpfchen an d. einen Ende, und einem Schnäbelchen an dem anderen. Nach Abwerfung der Außenschicht, die sich in Form von zwei Falten rund um das Ei zusammenzieht, kugelförmig	„	Bei Beginn der Entwicklung 0,33 bis 0,36, später 0,5 u. wahrcheinl. noch länger	Anfängl. 0,233, später 0,5	16—31	In der Kljasma
stellt ein Bündel sehr zarter Fäden vor; einige derselben sind gerade, die anderen wellenförmig. Eine oder zwei kurze Längsfäden überqueren dieses Bündel	Sehr dünne Stränge	Länglich-oval	Viel	1,3	0,9—1	bis 275	In der Kljasma. Gewöhnlich an auf dem Wasser schwimmenden Blättern. <i>Proales gigantea</i> Gl. (parasitisches Rädertier) wird in den Laichen äußerst selten vorgefunden

Benennung der Mollusken	Kapsel	Form des Laichs	Länge des Laichs in mm	Kapselhülle	Eimembranen
5. <i>Lymnaea auricularia</i> L. und 6. <i>Lymnaea ovata</i> DRAP.	Echte, dichtwandige, liegende	Entweder hufeisenförmig gebogen oder (kleine Gelege) schwach gebogen. Konvex. Breiter als der Laich der vorigen Art.	bis 40, ausnahmsweise bis 63	Wellenförmig, Gröbergeschichtet als bei der vorigen Art.	Zwei Membranen. Die Außenmembran ist feingeschichtet, besteht aus zarten konzentrischen Schichten und ist bedeutend breiter, als bei <i>L. stagnalis</i>
7. <i>Lymnaea palustris</i> MÜLL.	Dasselbe	Länglich-oval oder nierenförmig	5—10 (nach M.-T. 15—20)	Ziemlich eben geschichtet, etwas wellenförmig	Dasselbe
8. <i>Lymnaea peregrina</i> MÜLL.	„	Rundlich-oval. Eier im Laich zerstreut	Im Durchschnitt 10	Nicht wellenförmig geschichtet	„
9. <i>Lymnaea truncatula</i> MÜLL.	Echte dünnwandige	Rund oder etwas oval	3—4 (nach M.-T. länger)	Sehr dünn, gewöhnlich mit Sandkörnern, Schmutz u. Algen bedeckt	„
10. <i>Myxas glutinosa</i> MÜLL.	Echte dichtwandige	Öfter geradlinig, zuweilen etw. gebogen. Die Eier liegen gewöhnl. in einer horizontalen Schicht in zwei Reihen. Laich nicht hoch	bis 35	Sehr wellig. Jeder Vorsprung der Hülle entspricht einem Ei. Die Schichten der Hülle sind als flache Stufen ausgebildet	Zwei Membranen. Die Außenmembran ist sehr dünn, daß man sie fast nicht bemerkt

(Fortsetzung).

Zeichnung auf der äußeren Membran	Stränge oder Fäden im Laich	Form des Eies	Menge des Eiweißes im Ei	Länge des Eies in mm	Breite des Eies in mm	Anzahl der Eier	Anmerkungen, Fundorte, Parasiten usw.
Äußerliche Zeichnung in Form eines etwas gebogenen Hornes; seinem breiten Ende viele Zusatzlinien	Nicht sehr dünn	Kurz-oval	Viel	0,8—1,03	0,65 bis 0,78	bis 475	In der Kljasma. Die Eier dieser beid. Arten können nach ihrem inneren Bau nicht unterschieden werden. Oft findet man in ihren Laichen <i>Proales gigantes</i> GL. Zuweilen werden in diesen Laichen Eier des Käfers <i>Haliphus sp.</i> abgelegt
Besteht aus einer Längslinie, über sie durchgehenden zweifachen Linie und einem Bündel von äußerst feinen Linien zwischen ihnen	Dünnere als bei der vorigen Art	Oval	„	0,8	0,5	30—50 (nach M.-T. noch mehr)	In Waldpfützen.
Ähnlich der Zeichnung von der <i>stagnalis</i> , aber kürzer und breiter	Dick u. lang	„	„	1—1,1	0,7 bis 0,8	von 20 bis 30	Sind in Waldpfützen vorgefunden
Fehlt	Stränge fehlen	„	„	0,66—0,7	0,50 bis 0,55	5—10	In Pfützen an Weggräben
„	Sehr dicke Stränge verzweigen sich u. bilden netzförmige Scheidewände zwischen den Eiern	„	„	1,2—1,4	0,9	bis 35 (ausnahmsweise bis 57)	In der Kljasma. Werden von <i>Proales gigantea</i> GL. befallen

	Benennung der Mollusken	Kapsel	Form des Laichs	Länge des Laichs in mm	Kapselhülle	Eimembranen
11.	<i>Physa fontinalis</i> L.	Echte, dichtwandige	Kurz-oval, konvex, sehr durchsichtig	5—10	Feinschichtig, ganz eben	Zwei Membranen. Die äußere Membran mit konzentrischen Schichten die verschieden scharf ausgeprägt sind
12.	<i>Aplexa hypnorum</i> L.	„	Oval, konvex, zuweilen nierenförmig	5—10	Dasselbe	Außenmembran ziemlich und breit. In ihrer Mitte zwischen zarten konzentrischen Schichten der Eimembran verlaufen zwei scharf ausgeprägte Linien
13.	<i>Planorbis corneus</i> L.	„	Flach, palettenförmig	15—30	Am äußeren Teil d. ob. Wand verlaufen zitternde parallele Linien	Eine Eimembran, die der inneren Eimembran anderer Formen entspricht
14.	<i>Planorbis planorbis</i> L.	Echte dünnwandige	Flach, in Form ein. Tellerchens	5—8	Dünn	Dasselbe
15.	<i>Planorbis vortex</i> L.	Dasselbe	Ebenso, doch weniger regelmäßig	3—5	„	„
16.	<i>Planorbis albus</i> L.	„	Dasselbe	3—4	„	„
17.	<i>Planorbis complanatus</i> L.	„	Oval, flach	3—4	„	„
18.	<i>Planorbis nitidus</i> L.	„	Dasselbe	3—5	„	„
19.	<i>Ancylus (Acroloxus) lacustris</i> L.	„	Regelmäßige Scheibe in Form einer Torte	2—3	„	„

(Fortsetzung).

Abweichung auf der äußeren Membran	Stränge oder Fäden im Laich	Form des Eies	Menge des Eiweißes im Ei	Länge des Eies in mm	Breite des Eies in mm	Anzahl der Eier	Anmerkungen, Fundorte, Parasiten usw.
Fehlt	Fehlen	Rundlich-oval. An einem Ende oder an beiden sind Einstülpungen	Viel	0,85—0,97	0,7 bis 0,78	bis 20	In der Kljasma. Werden von <i>Proales gigantea</i> GL. befallen. Zuweilen werden im Laich Eier der <i>Haliplidae</i> abgelegt
„	„	Oval. Einstülpung an einem Eiende und etwas seitwärts an d. andern Ende ein Ausschnitt	„	1—1,15	0,65 bis 0,7	bis 20	In Waldpfützen. Der Laich liegt frei im Schlamm
„	„	Kurz-oval. Die Eier drücken etwas aneinander	„	Im Mittel 1,1	1	30—70	In der Kljasma. Das Eiweiß der Eier ist etwas rötlich gefärbt
„	„	Dasselbe	„	0,55	0,5	bis 25	In der Kljasma und in den Waldpfützen
„	„	„	Es wurden keine Messungen durchgeführt			bis 20	In der Kljasma.
„	„	Die Eier lagern sich übereinander und bilden geradlinige Flächen	„	0,65	0,52	bis 10	In der Kljasma und in Pfützen.
„	„	Infolge gegenseitigen Druckes polygonal	„	0,75	0,7	5—10	—
„	„	Dasselbe	Es wurden keine Messungen durchgeführt			15	—
„	„	Etwas birnenförmig oder an einem Ende etwas verschmälert	„	0,52	0,4	bis 10	In der Kljasma.

- bb) Eier von rund-ovaler Form. Äußere Eimembran mit einer geringeren Linienzahl. Der sehr konvexe Laich ist an das Substrat angeheftet. Laich von *Physa fontinalis*.
- b) Äußere Eimembran nicht differenziert. Es fehlen Schichten von besonderer Schärfe. Stränge vorhanden (mit Ausnahme von *Lymnaea truncatula*). Laich der Familie *Lymnaeidae*.
- aa) Stränge in netzförmige Scheidewände umgebildet, welche von oben gesehen Y-Form haben. Grundäste der Stränge dick. Die Eier liegen zwischen Scheidewänden wie in Waben in zwei, selten in drei Reihen. Kapselhülle stufenförmig. Die Außenmembran der Eier kaum merklich. Laich von *Myxas glutinosa*.
- bb) Stränge nicht in Scheidewände umgebildet. Die Eier liegen regellos. Kapselhülle nicht stufenförmig. Die Außenmembran der Eier deutlich bemerkbar. Laiche der G. *Lymnaea*.
- α) Außenmembran des Eies schmal. Stränge sehr dünn. Die größten Eier länglich-oval. Die Eilänge bis 1,3 mm. Laich von *Lymnaea stagnalis*.
- β) Außenmembran des Eies breit. Eier nicht länger, als 1,1 mm, oval.
- αα) Stränge fehlen. Kapselhülle dünn. Eier nicht länger als 0,7 mm. Laich von *Lymnaea truncatula*.
- ββ) Stränge vorhanden. Kapselhülle dick. Eierlänge mehr als 0,7 mm.
- ‡‡. Stränge lang und dick. Die Eier liegen zerstreut in der Kapsel. Eier länger als 1 mm. Laich von *Lymnaea peregra*.
- ‡‡‡. Stränge nicht dick. Eier liegen gedrängt. Eier kürzer als 1 mm.
- § Zeichnung an der inneren Eimembran in Form eines Hornes ist sehr deutlich. Laich von *Lymnaea auricularia* und *ovata*.
- §§. Andere Zeichnung; weniger deutlich. Laich von *Lymnaea palustris*.
2. Flacher Laich (*capsula plana*). *Membrana externa* fehlt.
- a) Eier von ovaler oder (wenn die Eier aufeinander drücken) polygonaler Form. Laich der G. *Planorbis*.
- aa) Laich in Form einer Palette. Eier groß (größer als 1 mm). Das Eiweiß rötlich. Oben an der Hülle längs dem Rande verlaufen dünne; sozusagen zitternde Linien. Laich von *Planorbis corneus*.

bb) Laich von einer anderen Form. Eier viel kleiner als 1 mm. Die oben angezeigten Merkmale fehlen.

Laich von kleinen *Planorbis*-Arten.

b) Eier birnförmig oder an einem Ende verschmälert. Liegen frei im Laich. Laich scheibenförmig. Die Eier nicht größer als 0,5 mm.

Laich von *Ancylus* (*Acroloxus*) *lacustris*.

Literatur.

1. Bouchard-Chantreaux: Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatiles (1838). — 2. Fol: Développement des Gastéropodes pulmonés. Arch. de Zool. expér. 8 (1880). — 3. Hazay, J.: Die Molluskenfauna von Budapest. II. Biol. Teil. Malak. Blätter, N. F. 4 (1881). — 4. Hentschel: Das Leben der Süßwasser (russ. Übers.). — 5. Korschelt u. Heider: Lehrbuch der Embryologie der wirbellosen Tiere (1893). — 6. Lampert, K.: Das Leben der Binnengewässer (1925). — 7. Lehmann, R.: Die lebenden Schnecken und Muscheln der Umgegend Stettins und in Pommern (1873). — 8. Lipin, A. N.: Das Leben der Binnengewässer (1926) (russisch). — 9. Moquin-Tandon, A.: Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France (1855). — 10. Nekrassow, A. D.: Zur Verbreitung und Biologie von *Proales gigantea* Glascott, eines Rädertiers, das in *Lymnaea*-Eiern parasitiert. Russ. Hydrob. Z. 4 (1925). Russ. mit deutsch. Résumé.) — 11. Beobachtungen am Laich von Süßwassertieren. I. Parasiten des Laichs. Ebenda 6 (1927). (Russ. mit deutsch. Résumé.) — 12. Beobachtungen am Laich von Süßwassertieren. 2. Vergleichende Morphologie des Laichs von Süßwassergastropoden. Rev. Zool. Russe. 7 (1928). (Russ. mit deutsch. Résumé.) — 13. Beobachtungen am Laich von Süßwassertieren. IV. Laich der Gattung *Lymnaea*. V. Laich der Gattung *Valvata*. Ebenda 8 (1928). — 14. Pfeiffer, C.: Naturgeschichte deutscher Land- und Süßwassermollusken (1821). — 15. Picard, C.: Histoire des mollusques terrestres et fluviatiles, qui vivent dans le département de la Somme. — 16. Roßmäßler: Ikonographie der Land- und Süßwassermollusken (1835). — 17. Sarasin, P.: Entwicklungsgeschichte der *Bithynia tentaculata*. Inaug.-Diss. (1882). — 18. Schermer, E.: Unsere Schnecken, Muscheln (1921). — 19. Simroth, H.: Bronns Klassen u. Ordn. des Tierreichs. III. Moll., Gast., Prosobr. (1896—1907). — 20. Simroth, H. u. Hoffmann, H.: Ebenda, III. Moll., Pulmonata (1908—1926). — 21. Sokolow, Iwan: Untersuchungen über die Eiablage und den Laich der Hydracarinen. II. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 4 (1925). — 22. Stevens, J.: Note on *Proales* (*Notommata*) *gigantea* Glascott, a Rotifer parasite in the water-snail. J. Quekett Micr. Club, ser. 2 11 (1912). — 23. Warneck: Über die Bildung und Entwicklung des Embryos bei den Gastropoden. Bull. d. Ges. Nat. Moskau 25 (1850). — 24. Wladimirsky, N. D.: Unsere Süßwassermollusken. (Russ.) (1927). — 25. Zschadin, W. I.: Unsere Süßwassermollusken. (Russ.) (1926).

(Aus dem Vergleichend-anatomischen und experimentell-zoologischen Institut der
Latvia-Universität in Riga. Direktion: N. G. LEBEDINSKY.)

BEITRAG ZUR ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER NASENREGION DES ELCHES (ALCES ALCES L.).

Von

AUGUSTA PINUS

(Riga).

Mit 12 Textabbildungen.

(Eingegangen am 2. Juli 1928.)

Inhaltsverzeichnis.	Seite
Einleitung	37
I. Der Schädel des Elches im Vergleich mit dem Schädel anderer Cerviden (<i>Cervus elaphus</i> , <i>Dama dama</i> , <i>Capreolus capreolus</i>)	38
A. Laterale Ansicht	38
Zygomaticum	38
Lacrymale	39
Nasale	40
Maxillare	41
Prämaxillare	41
B. Medialansicht	42
Nasoturbinale des Elches	42
Maxilloturbinale des Elches	42
Ethmoturbinale des Elches	42
Vomer des Elches	43
Andere Cerviden	43
C. Schädelansicht von oben	44
D. Die knorpeligen Teile des Elchschädels	45
II. Embryologischer Teil	47
A. Beschreibung des Embryo	47
B. Primordialkranium	47
Die Nasenkapsel als Ganzes	47
Septum nasi	48
Lamina cribrosa	50
Cupula nasi posterior	51
Comissura spheoethmoidalis	52
Der präcerebrale Teil der Nasenkapsel als Ganzes	52
Lamina transversalis anterior	53
Cartilago alaris	53
Der Boden der Nasenkapsel	54
Lamina transversalis posterior	54
Cartilago paraseptalis	54
Atrioturbinale	56

	Seite
Maxilloturbinale	56
Nasoturbinale	57
Ethmoturbinalia	57
C. Die Knochelemente	60
Frontale	60
Palatinum	60
Zygomaticum	60
Lacrymale	60
Nasale	60
Maxillare	60
Prämaxillare	62
D. Der Unterkiefer	62
Der MECKELsche Knorpel	62
Dentale	62
III. Schlußbemerkungen	62
Literaturverzeichnis	63

Einleitung.

Die vorliegende Untersuchung befaßt sich mit Bauverhältnissen der Nasenregion eines Elchembryos, welcher noch zum Bestande des Zoologischen Instituts des ehemaligen Rigaschen Polytechnikums gehörte (Abb. 1).

Aus dem Objekt wurde zur vorläufigen Orientierung ein durchsichtiges Präparat nach SPALTEHOLTZ angefertigt, an dem es jedoch schwer war, die knöchernen Teile von den knorpeligen zu unterscheiden, denn beide Gewebsarten hatten sich schlecht gefärbt. Die schlechte Färbbarkeit des Objektes ließ sich leider auch bei der späteren mikroskopischen Bearbeitung beobachten, was mit dem schlechten Fixierungszustand des lange Jahre hindurch in relativ kleiner Menge schwachen Alkohols aufbewahrten Objektes in Zusammenhang stehen dürfte. Während der mikrotechnischen Behandlung wurde dann der Embryo über Benzol in eine absteigende Reihe von Alkoholen gebracht, mit Boraxkarmin total gefärbt und in Paraffin von 54—56° Schmelzpunkt eingebettet. Der so erhaltene Block bekam vermittels eines Kratzers eine Richtungsebene, und später einen Lacküberzug. Das Objekt wurde in 30 μ dicke Schnitte zerlegt, mit Bleu de Lyon und Bismarckbraun gefärbt und jeder zweite Schnitt gezeichnet. Aus den Zeichnungen wurden nach PETER-BORNScher Methode Wachsplatten hergestellt und daraus ein Modell der rechten Seite des vorderen Schädeltiles unseres Elchembryos angefertigt (Textabb. 3, 11 und 12). Die Dicke der Wachsplatten betrug 1,2 mm, die Vergrößerung — 20 mal.



Abb. 1. *Alces alces* L.
Embryo, Nasenspitze-Scheitel-
länge: 22 mm. Seitenansicht.

Die Modelliermasse bestand aus 2 Teilen Wachs und 1 Teil Paraffin von 50° Schmelzpunkt. Unser Modell besteht aus 200 Platten.

Der beschreibende Teil der Arbeit zerfällt in zwei Kapitel: Ein vergleichend-anatomisches, in welchem der Schädel des erwachsenen Elches mit jenem der anderen Cerviden (*Cervus elaphus*, *Dama dama* und *Capreolus capreolus*) verglichen wird, und ein embryologisches, welches der Beschreibung der Verhältnisse bei unserem Embryo gewidmet ist.

Bevor ich zur Beschreibung übergehe, möchte ich meinem Lehrer, Herrn Professor Dr. N. G. LEBEDINSKY, für das mir freundlichst zur Verfügung gestellte Material, sowie für seine Ratschläge und Hilfe während der Arbeit meinen innigsten Dank ausdrücken. Desgleichen bin ich Herrn Professor Dr. E. FISCHER, Direktor des Anatomischen Instituts zu Freiburg i. Br. für die mir in liebenswürdiger Weise gestattete Benutzung der Bibliothek des Instituts, und dem Direktor des Naturhistorischen Museums zu Lyon, Herrn Dr. C. GAILLARD für die Erlaubnis, an den in seinem herrlichen Museum befindlichen Schädeln von Cerviden zu arbeiten, zu großem Dank verpflichtet.

I. Der Schädel des Elches im Vergleich mit dem Schädel anderer Cerviden (*Cervus elaphus* L., *Dama dama* L., *Capreolus capreolus* L.).

Die Beschreibung bezieht sich, wie auch im embryologischen Teil, lediglich auf die Nasenregion und die vorderen Gesichtsteile des Schädels. Bei der osteologischen Beschreibung sind, wenn nicht anders angegeben, die Schädel mit dem Alveolarrand horizontal gelegen dargestellt.

A. Laterale Ansicht.

Schon beim flüchtigen Betrachten des Elchschädels fällt seine stark in die Länge gezogene Form auf, was übrigens allen Cerviden in einer mehr oder weniger starken Ausprägung eigen ist. Außerdem sind die Nasalia und der über das allgemeine Niveau der Knochen hervorragende Außenrand der Augenhöhlen mächtig entwickelt. Letztere sind, wie auch bei anderen Hirscharten, am unteren Rand vom gut entwickelten Zygomaticum begrenzt, das aus dem eigentlichen Körper des Knochens und aus Fortsätzen besteht.

Zygomaticum. Der Körper des Zygomaticum ist konkav. Der kaudale Teil seines dorsalen Randes springt stark vor. Der untere Rand des Knochens verläuft vollkommen horizontal und an ihn schließt sich mit seinem oberen kaudalen Teil das Maxillare an. Der orale Teil des dorsalen Randes des Zygomaticum ist gerade und verläuft parallel dem unteren Rand.

Bei *Cervus elaphus* ist der Körper des Zygomaticum ebenfalls konkav; der hintere Teil des Oberrandes des Knochens springt vor, der untere Rand und der vordere Teil des oberen verlaufen wie beim Elch, jedoch ist an ihnen eine größere Anzahl von Zacken wahrzunehmen.

Ungefähr dieselbe Form besitzt dieser Knochen auch bei *Dama*, obwohl er hier, relativ genommen, kleiner und schmaler erscheint, was wahrscheinlich damit in Zusammenhang steht, daß bei dieser Art der ganze Schädel in Vergleich zu den anderen Cerviden kürzer und schmaler ist.

Der Körper des Zygomaticum ist bei *C. capreolus* nicht konkav, sondern im Gegenteil, gewölbt. Sein Oberrand besitzt einen kleinen Ausschnitt und verläuft steil nach oben. Infolgedessen erscheint der orale Rand beim Elch verhältnismäßig kürzer als bei *Capreolus*. Während die Länge des oralen Randes des Knochens bei *Capreolus* fast derjenigen des unteren gleicht, ist der erwähnte Rand beim Elch, relativ genommen, zweimal kleiner.

Lacrymale. Das, die Augenhöhle von der vorderen Seite begrenzende Lacrymale besitzt beim Elch die Form eines Dreiecks, dessen unterer Rand parallel dem unteren Rande des Maxillare, der obere Rand aber unter einem bestimmten Winkel zum unteren verläuft, und zwar derart, daß beide Ränder im oralen Teil des Knochens zusammenkommen und hier die Spitze eines Dreiecks bilden. Fast die ganze Oberfläche des Knochens ist vom Sulcus lacrymalis eingenommen. Er dringt in den Knochen stark vor und bildet nicht etwa eine seichte Furche, sondern eher eine längliche, tiefe Grube, weswegen der obere Teil des Knochens sich fast rechtwinkelig über dem unteren erhebt. Der orale Rand des Lacrymale, durch welchen dieses sich mit dem Maxillare verbindet, ist vollständig glatt. Durch den kaudalen Teil des dorsalen Randes verbindet sich das Lacrymale mit dem Frontale. An den größeren Teil dieses Randes jedoch schließt sich die membranöse Bedeckung der sogenannten Ethmoidallücke an.

Das Lacrymale von *C. elaphus* besitzt ungefähr dieselbe Form wie beim Elch, ist also dreieckig. Der Sulcus lacrymalis weist auf seinem Boden einige Öffnungen auf. Der obere Rand des Knochens springt wieder über den unteren vor. Der sich mit dem Zygomaticum vereinigende Rand des Knochens trägt eine große Anzahl Zacken, während die Seite, welche dem Maxillare anliegt, ähnlich wie beim Elche, vollständig glatt ist.

Bei *Dama* unterscheidet sich das Lacrymale etwas von demjenigen der beiden besprochenen Formen. Hier ist es ein verhältnismäßig kleiner Knochen mit beinahe viereckigen Umrissen und dem nur schwach verdickten Oberrand. Der Sulcus lacrymalis bildet eine nur sehr flache Vertiefung.

Bei *C. capreolus* macht sich im Vergleich zu den anderen von mir untersuchten Formen ein großer Unterschied im Bau und in der Form des Lacrymale bemerkbar. Letzteres besitzt hier nicht die Form eines Dreiecks, wie wir es bei anderen Cerviden sehen konnten, sondern eher die Form eines vierkantigen Plättchens, mit einem schwach verdickten

Oberrand. Im Zusammenhang mit der unbedeutenden Größe des sonst verdickten Knochens, ist hier der Sulcus lacrymalis schwach entwickelt und bildet eine seichte, keine Öffnungen aufweisende Grube.

Nasale. Was nun ferner die Nasalia des Elches betrifft, so bemerken wir, daß dieselben verhältnismäßig sehr breit, aber kurz sind, so daß auf dem Schädel das weit vorspringende Septum nasi sichtbar ist. Die laterale Fläche der Nasalia ist stark gewölbt, wenn auch an der Berührungsstelle mit dem Maxillare eine geringe Vertiefung vorhanden ist. Jedes Nasale behält in seiner ganzen Ausdehnung die gleiche Breite vor, um bloß gegen sein freies Ende hin sich etwas zu verschmälern und bildet hier einen kleinen Ausschnitt. Die Länge des Nasale ist zweimal so groß wie seine Breite. Mit seinem kaudalen stark gezackten Rande verbindet

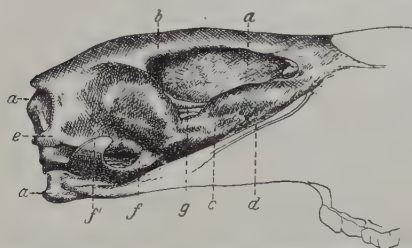


Abb. 2. *Alces alces* L., adult. Knorpeliges Skelett der Nasenregion im Profil. Nach A. JACOBI, 1920.

es sich mit dem Frontale, mit dem unteren, glatten Rande — mit dem Maxillare.

Bei *C. elaphus* stellen die Nasalia zwei lange Knochen vor, deren Länge um mehrfaches die Breite übertrifft. Kaudal ragen sie keilförmig in die Frontalia weit hinein.

Mit ihren oberen Flächen bilden sie ein Plättchen, das von beiden Seiten zum Maxillare hin abfällt. Hier sind keine Wölbungen, wie wir sie beim Elch gesehen haben, wahrnehmbar; im Gegenteil erscheinen diese Knochen in Form dünner, in die Länge gezogener, kaudal etwas verbreiteter Plättchen, während die Nasalia beim Elch den Eindruck schwerer, massiger Knochen machen. Der Rand, durch den sich die Nasalia mit dem Frontale vereinigen, ist gezackt, derjenige durch den sie sich mit dem Maxillare vereinigen — vollständig glatt.

Die Nasalia bei *D. dama* sind ihrer Form nach denjenigen des *C. elaphus* sehr ähnlich. Es sind dies zwei verhältnismäßig lange Knochen, die ebenfalls mit ihrem kaudalen Rand in den Ausschnitt der Frontalia hineinragen, indem sie, mit ihren medialen Rändern einander anliegend, einen Keil bilden. Der orale Teil jedes der beiden Knochen besitzt einen Ausschnitt, der von oben und unten von Fortsätzen umfaßt wird. Der untere dieser Fortsätze ist stark entwickelt und schaufelförmig verbreitert. An der lateralen Seite hat dieser Knochen einen flachen, gut entwickelten, den medialen Teil des Foramen ethmoidale deckenden Rechteckes. Ebensolcher Fortsatz ist auch bei *C. elaphus* vorhanden, jedoch in bedeutend schwächerer Ausbildung. Auch verdeckt er hier nicht die oben erwähnte Öffnung. An der Oberfläche des Knochens sind keine Wölbungen wahrnehmbar.

Bei *C. capreolus* stellen die Nasalia zwei schmale, stark ausgezogene kleine Knochen dar. Sie unterscheiden sich von den Nasalia des *C. elaphus* und *Dama* dadurch, daß sie, wie beim Elche, den lateralen, das Foramen ethmoidale verdeckenden Fortsatz besitzen, und außerdem — durch ihre Verbindung mit den Frontalia vermittels des quer verlaufenden gezackten Randes, und somit das Fehlen der keilförmigen Figur, welche den beiden oben erwähnten Arten eigen ist.

Maxillare. Weiter zum Maxillare übergehend, bemerken wir, daß dieser Knochen beim Elch, wie auch bei den anderen Cerviden, der mächtigste Knochen des Gesichtsschädels ist. Der dem Nasale anliegende Rand des Knochens ist beim Elch etwas nach oben gewölbt. Unterhalb dieses Randes richtet sich dieser Knochen seicht abfallend lateralwärts, und zwar bis er die Mitte seiner Höhe erreicht hat. Hier geht der orale Teil des Knochens nach innen und nach unten, so daß der obere Teil stark über den unteren vorspringt. Auf dem kaudalen Teile des Knochens befindet sich eine stark entwickelte, zur Befestigung des *Musculus masseter* dienende Erhebung. Dann dehnt sich die Fläche des Knochens bis zum unteren Rande desselben aus. Der untere Rand verläuft horizontal und steigt in seinem oralen Teile etwas an. Die dem Zygomaticum und dem Prämaxillare anliegenden Ränder des Knochens sind höher als sein unterer Rand gelagert, so daß letzterer tiefer als das ganze Niveau des Knochens liegt, mit dem Zygomaticum einen stumpfen, mit dem Prämaxillare einen fast rechten Winkel bildend. Am unteren Rande des Knochens, über dem ersten Prämolare befindet sich eine große Öffnung — das Foramen infraorbitale.

Das Maxillare des *C. elaphus* ist der Form nach demjenigen des Elches ähnlich. Die Erhebung für die Befestigung des Kaumuskels ist ebenso stark entwickelt, das Foramen infraorbitale befindet sich über dem ersten Prämolare. Der zahnlose Teil des Knochens ist hier stärker nach vorne ausgezogen; infolgedessen macht er den Eindruck eines übertrieben ausgebildeten Elementes.

Bei *Dama* ist die Erhebung für den Masseter zwar vorhanden, erscheint jedoch lange nicht so stark ausgebildet wie bei den zwei vorherigen Arten. Der zahnlose Teil des Knochens ist bedeutend kürzer, springt nicht so weit vor. Besondere Abweichungen sind im Bau des Maxillare bei *Capreolus* nicht wahrzunehmen, wenn man davon absieht, daß der Kaumuskel hier keinen besonderen Vorsprung besitzt.

Prämaxillare. Das Prämaxillare des Elches ist ein schmaler, gerader Knochen, der schräg nach vorne und nach unten gerichtet ist. Im Zusammenhang damit ist der vorderste Teil des Gesichtsschädels horizontal gelegen, mit einer geringen Neigung nach unten.

Die Prämaxillaria des *C. elaphus* stellen zwei stark in die Länge gezogene Knochen dar, von denen jeder aus zwei winkelig zueinander

stehenden Lamellen, einer lateralen und einer medialen, besteht. Die laterale ist stärker entwickelt und breiter als die mediale und ist schwach gebogen. Die medialen Platten beider Knochen dehnen sich, einander anliegend, nach hinten aus, um mit ihrem kaudalen Teile das Vomer zu erreichen.

Dasselbe kann man von diesem Knochen bei *Dama* sagen, nur ist er hier etwas kürzer und schmaler als bei *C. elaphus* ausgebildet.

Bei *Capreolus* fallen die Prämaxillaria durch keine Eigentümlichkeiten auf. Ihre leichte Biegung nach oben richtet den ganzen zahnlosen Abschnitt des Schädels etwas nach aufwärts, während jener des Elches ein wenig nach unten geneigt ist.

B. Medialansicht.

Zur Untersuchung des Schädels von der medialen Seite, mußte er jeweils in zwei Hälften zersägt werden. Leider hatte ich solche zersägte Schädel nur von zwei Arten erhalten können: vom Reh und vom Elch. Angaben über andere Hirscharten mußten durch die Betrachtung von vorne des Naseninnern intakter Schädel gewonnen werden.

Beim Vergleich des zersägten Schädels des Elches mit jenem des *C. capreolus* fallen sofort die mächtig entwickelten Naso- und Maxilloturbinalia des ersteren auf.

Nasoturbinale. Das Nasoturbinale des Elches erreicht fast den vorderen Rand des Nasale. An ihrer Befestigungsstelle, also kaudal, ist diese Muschel schmal. Gegen vorn verbreitert sie sich jedoch, um ihre größte Breite in der Mitte ihrer Länge zu erreichen. Noch weiter oral wird sie wieder schmaler. Mit ihrem oberen Rande liegt sie dem Frontale und dem Nasale an; dieser Rand verläuft vollständig gerade. Der untere Rand des Nasoturbinale hingegen ist gebogen; beginnend kaudal von oben, fällt er allmählich bis zum breitesten Teil der Muschel ab, steigt dann bedeutend steiler wieder nach vorne an. Zwischen dem breiten Teil des Nasoturbinale und dem unter ihm gelegenen Vomer bleibt ein freier Raum übrig.

Maxilloturbinale. Das vor dem Nasoturbinale gelagerte Maxilloturbinale liegt beim Elch dem freien Teile jener Muschel an. Es ist stark in die Breite gezogen und reicht in oraler Richtung bis zur halben Länge der Nasalia. Im dorsalen Teil unserer Muschel ist eine deutliche, gegen den vorderen Teil abnehmende Wölbung vorhanden. Die Muschel besteht aus mehreren Lamellen, wovon eine (die sich am Maxillare befestigende Querplatte nämlich) die Grundlage der ganzen Muschel darstellt. Von ihr zweigen sich nach oben und nach unten laterale Lamellen ab, wovon die untere bedeutend schwächer als die obere erscheint.

Ethmoturbinalia. Die Ethmoturbinalia bei dem Elche sind ihren Dimensionen nach bedeutend kleiner als die Naso- und Maxilloturbinalia.

Sie sind auf den hintersten Abschnitt der Nasenhöhle beschränkt und bestehen aus einer großen Anzahl dünner, kleiner Plättchen.

Vomer. Der am Boden der Nasenhöhle sich hinziehende Vomer bildet beim Elch einen langen und schmalen Knochen. In seinem oberen Teil besitzt er eine tiefe Rinne, in die die Nasenscheidewand mit ihrem unteren Rande eingelassen ist. Diese Rinne teilt den dorsalen Teil des Vomers gleichsam in zwei sich nach unten vereinigende Platten. Mit seinem aboralen Teil liegt er den Ethmoturbinalia an; weiterhin nach vorne bleibt beim Elch zwischen Vomer und Nasoturbinale ein kleiner freier

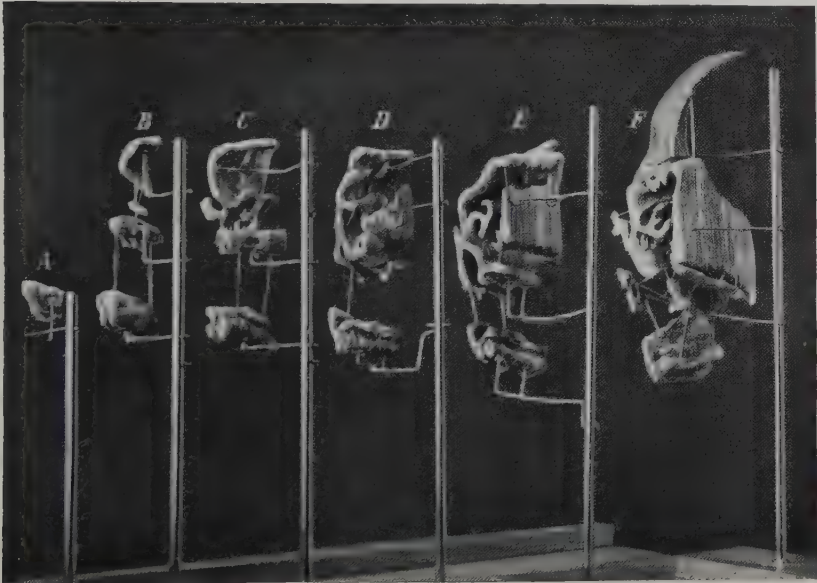


Abb. 3. *Alces alces* L. Modell der rechten Hälfte der Nasenregion des Schädels, von vorne medial gesehen. Die einzelnen Abschnitte des Modells in natürlicher Folge; durch bestimmte Zwischenräume getrennt.

Raum übrig. Mit seinem oralen Teil liegt der Vomer dem Maxilloturbinale an, indem jedoch sein vorderes Drittel das Maxilloturbinale überholt. Der dorsale Vomerrand ist etwas gewölbt und erreicht seinen höchsten Punkt in der Mitte des ganzen Knochens. Der ventrale Rand verläuft in der vorderen Hälfte horizontal, in der hinteren hingegen steigt er an. Der Unterrand unseres Knochens ist in seiner ganzen Ausdehnung schwach konkav.

Andere Cerviden. Schaut man durch die vorderen Nasenöffnungen in das Innere der Nasenhöhle des *C. elaphus* hinein, so kann man den am Boden dieser Höhle sich hinziehenden unpaaren Vomer erkennen, der in seinem dorsalen Teile in zwei, der Form nach Schmetterlingsflügeln

ähnliche Platten geteilt ist. In der durch diese Platten eingeschlossenen Rinne liegt der Unterrand des Septum nasi.

Die Maxilloturbinalia des *C. elaphus* sind gut entwickelt und bestehen aus einer unpaaren Platte, die sich dem Maxillare anschließt, und zwei anderen, welche sich von der freien Kante dieser Platte nach oben und nach unten abzweigen. Von diesen Platten ist die obere besser als die untere entwickelt.

Der Vomer der *Dama* besitzt eine ähnliche Gestalt wie der Vomer beider vorheriger Arten, nur sind hier die beiden oberen Lamellen schmaler und kürzer als beim *C. elaphus*.

Das Nasoturbinale des *Capreolus* bildet, im Gegensatz zum Elche, eine schmale, in die Länge gezogene Muschel, die mit ihrem freien Rand kaum das vordere Drittel des Nasale erreicht. Im kaudalen Teil ist es etwas breiter als im vorderen. Zwischen dem breiten Teil der Nasoturbinalia und dem Vomer bleibt ein Raum frei, in welchem die Maxillo- und Ethmoturbinalia gelegen sind.

Das stark ausgezogene Maxilloturbinale des *Capreolus* wird kaudal vom vorderen Teil des Nasoturbinale bedeckt. Der dorsale Rand dieser Muschel verläuft gerade. Ähnlich wie bei den anderen Hirschen besteht sie auch hier aus einer unpaaren Querplatte und den von dieser sich abzweigenden vertikalen Platten.

Die Ethmoturbinalia des *Capreolus* sind verhältnismäßig stärker entwickelt als beim Elch und verlaufen bis zur halben Länge des Nasoturbinale.

Der am Boden der Nasenhöhle sich hinziehende Vomer des *Capreolus* unterscheidet sich in keiner Weise vom Vomer der anderen Arten. Seiner ganzen Länge nach liegt er den Muscheln an, während beim Elch zwischen Vomer und Nasoturbinale ein freier Raum übrig bleibt.

C. Schädelansicht von oben.

Beim Betrachten des Elchschädels von oben fallen die mächtig entwickelten Nasalia sehr auf, indem sie mit ihren dorsalen Flächen eine zum Maxillare hin recht steil abfallende Platte bilden. Dank den unter einem spitzen Winkel zusammentreffenden geraden Praemaxillaria erscheint der Schädel stark nach vorn ausgezogen und in seinem vordersten Abschnitt stark verschmälert.

Der Schädel des *C. elaphus* ist bedeutend schmaler als der Elchschädel. Die Nasalia treffen unter einem bestimmten Winkel zusammen. Der ganze Schädel ist seitlich zusammengedrückt, während er beim Elch in derselben Richtung mehr verbreitert erscheint.

Bei *Dama* ist der Schädel im Vergleich zum *C. elaphus* bedeutend kleiner, der Form nach aber mehr dem Elchschädel ähnlich. Die Nasalia, Maxillaria und Praemaxillaria sind hier bedeutend kürzer, aber breiter. Der vorderste Schädelabschnitt ist nur wenig nach vorne ausgezogen.

Der Schädel des *Capreolus* ist bedeutend kleiner als der Schädel anderer mir vorgelegenen Hirsche. Beim Betrachten von oben sind keinerlei Besonderheiten zu beobachten. Die Nasalia treffen sich ähnlich wie bei *D. dama* unter einem bestimmten Winkel zusammen. Die Praemaxillaria laden etwa in der Mitte ihres Verlaufes lateralwärts merklich aus.

Vergleichen wir auf diese Weise alles vom Knochenschädel des Elches und der anderen Cerviden Gesagte, so kommen wir zum Schluß, daß *der wichtigste Unterschied des vorderen Gesichtsschädels des Elches von demjenigen seiner Verwandten in der mächtigen Entwicklung der Nasalia besteht*. Beim Elch bilden sie zwei *breite, dicke Platten*, während sie bei den anderen Arten zwei schmale, lange Knochen darstellen, die mehr in die Länge als in die Breite entwickelt sind. Dank diesem Umstande ist der gesamte Nasenteil des knöchernen Schädels beim Elche bedeutend stärker entwickelt als bei den anderen Cervidae.

D. Die knorpeligen Teile des Elchschädels.

Vor den oben geschilderten Knochen befindet sich das Knorpelgerüst des Schädels. Dieses wird von A. JACOBI wie folgt geschildert:

„Das Knorpelgerüst zeigt sich in einer mächtigen Entwicklung, die meines Wissens von keinem anderen Huftiere erreicht wird.“ „... man findet die knorpelige Nasenscheidewand weit nach vorn ausgezogen, und zwar dorsal als Widerlager für das Nasenfeld (Muffel), ventral als dessen Verbreiterung, um der wulstigen Oberlippe eine Stütze zu bieten (Abb. 3 und 4). Der dorsal von der Scheidewand abzweigende Seitenwandknorpel (Abb. 3)¹ ist viel ausgesprochener in eine dorsale und in eine ventrale Hälfte geteilt als bei anderen Wiederkäuern, und zwar durch die kaudale und besonders vorn auch ventrale Ausdehnung der nur mit Bindegewebe ausgefüllten Lücke, die sich infolgedessen der Spitze des Nasenbeines nähert. In der Mittellinie (wie Abb. 4 zeigt, nicht immer symmetrisch) der Dorsalfläche des dorsalen Seitenwandknorpels zieht sich jene Längsfurche, die auch auf dem äußeren Nasenrücken erkennbar ist. Aus der vorderen Seitenwand springt ein keilförmiger Vorsprung heraus (Abb. 3 und 4b), der vorn etwas über die Nasenscheidewand herausragt und sich stark nach außen biegt, um dem inneren (medialen) Nasenflügel halt zu geben. Buccalwärts tritt der dorsale Seitenwandknorpel mit seinem ventralen Gegenstück (Abb. 3c) in Verbindung durch eine dickwandige Aufwölbung, die auch äußerlich die Elchnase hinter dem Nasenloch wie aufgeblasen erscheinen läßt. An der Übergangsstelle beider Hälften über dem Maxillare zweigt sich der Ansatzknorpel (Abb. 3 und 4f) ab, auf den sich der äußere (laterale) Nasenflügel stützt; das ankerförmige Querstück ladet mit seinen Flügeln (f) besonders weit aus,

¹ Vgl. Abb. 2 unserer Arbeit.

um die proximale Entwicklung des Nasenloches zu umfassen. Endlich wäre auf das Vorhandensein von Leisten hinzuweisen, die dem sogenannten S-förmigen Knorpel entsprechen dürften.“

Vergleicht man die Angaben von JACOBI mit dem, was man bei anderen Zweihufern, z. B. beim Hausrind sehen kann, so bemerkt man,

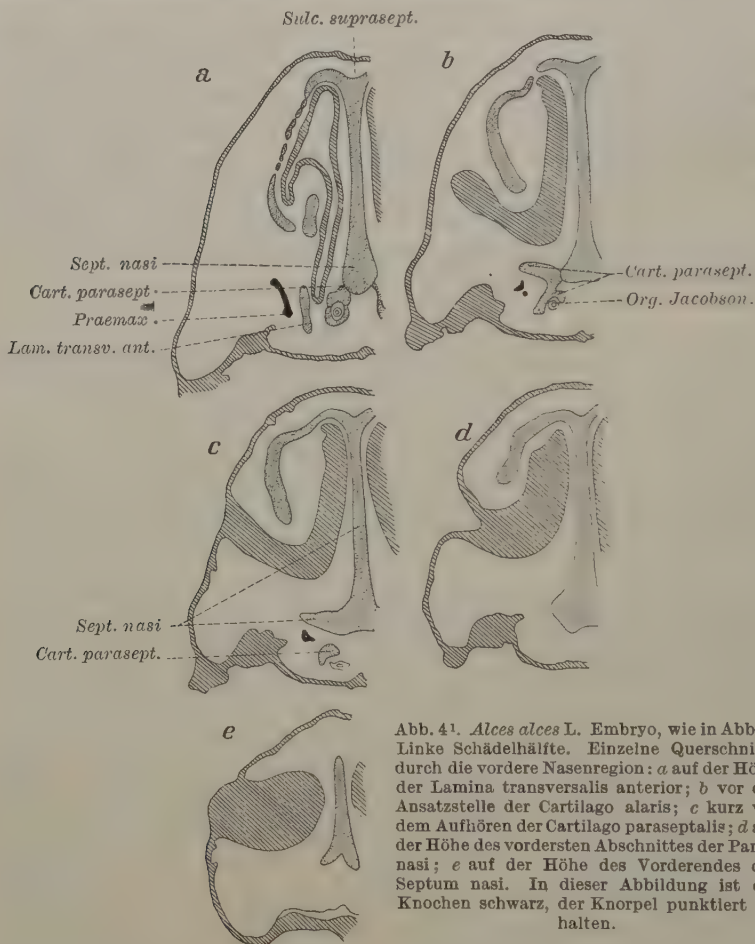


Abb. 41. *Alces alces* L. Embryo, wie in Abb. 1. Linke Schädelhälfte. Einzelne Querschnitte durch die vordere Nasenregion: *a* auf der Höhe der Lamina transversalis anterior; *b* vor der Ansatzstelle der Cartilago alaris; *c* kurz vor dem Aufhören der Cartilago paraseptalis; *d* auf der Höhe des vordersten Abschnittes der Paries nasi; *e* auf der Höhe des Vorderendes des Septum nasi. In dieser Abbildung ist der Knochen schwarz, der Knorpel punktiert gehalten.

daß beim Elch bedeutend stärker die sogenannten Seitenwandknorpel entwickelt sind, die an der Verbindungsstelle des dorsalen und ventralen Teiles die oben erwähnte Aufwölbung bilden. Letztere läßt die hinter den

¹ Diese, wie überhaupt alle Zeichnungen der vorliegenden Abhandlung, wurden vom Institutsassistenten, Herrn W. MELDERS, angefertigt. Für seine große Mühewaltung spreche ich ihm auch an dieser Stelle meinen verbindlichen Dank aus.

Nasenlöchern liegenden Teile aufgeblasen erscheinen, was bei den anderen Ruminantia nicht der Fall ist. Außerdem ist dieser Knorpel an und für sich bedeutend breiter und gewölbter als bei anderen Tieren. Die Cartilago alaris ist beim Elch ebenfalls stärker entwickelt und besitzt eine andere Form als beim Rind. Während sie sich bei diesem vor dem Seitenwandknorpel befindet und aus dem Körper und zwei senkrecht zum Körper stehenden Hörnern besteht, liegt sie beim Elch mehr seitlich, am ventralen Teil des Seitenwandknorpels und stellt ein gebogenes Gebilde dar, welches mit seinem oralen Rande das freie Ende der Seitenfläche der knorpeligen Nasenkapsel nicht erreicht. Das gesamte Relief derselben ist beim Elche nicht viel gewölbter als bei anderen Tieren.

II. Embryologischer Teil.

A. Beschreibung des Embryo.

Seinem Entwicklungszustande nach entspricht der weiter unten behandelte Embryo (Textabb. 1) etwa einem Stadium zwischen beiden von T. SAKURAI in seinen Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Rehes auf Taf. III, Abb. 35 und 36 abgebildeten Rehembryonen. Nasenspitze—Scheitellänge beträgt mit Zirkel gemessen 22 mm.

Der Rumpf ist verhältnismäßig schlank, doch ist noch die durch die Leber bedingte Vorwölbung deutlich zu sehen. Zwischen Unterarm und Hand ist keine Biegung vorhanden. Man kann dagegen bereits eine deutliche Knickung zwischen Oberarm und Unterarm sowie eine solche im Kniegelenk konstatieren. Der Kopf ist über den gekreuzten Vorderextremitäten gebeugt. Der Hals ist ziemlich lang und grenzt sich kaudal gegen die Brust durch eine Falte ab. Die seitlichen Teile der Mundspalte erscheinen epithelial verklebt, während aus den äußeren Nasenlöchern deutliche Epithelhörnchen hervortreten. Der Unterkiefer springt recht auffallend nach vorn vor, was bei den Rehembryonen nie der Fall ist. Die Augenlider nicht verwachsen. Die Nabelschnur noch ziemlich dick. Die Ohrmuscheln liegen dicht dem Kopf angeschmiegt.

B. Das Primordialkranium.

Bei der Herstellung des Modells habe ich mich auf die rechte Hälfte der Nasenregion und des an diese unmittelbar angrenzenden Abschnittes des cerebralen Schädels begnügt. Beim Zerlegen des Kopfes ging leider der sagittale Schnitt nicht ganz median, so daß auf dem die rechte Hälfte darstellenden Modell nur der hintere Abschnitt der Nasenscheidewand, jedoch auch dieser nur in seiner unteren Partie rekonstruiert werden konnte (Textabb. 3). Daher wurden die weiter unten gemachten Angaben auf Grund des Studiums der Schnitte durch die linke Schädelhälfte vervollständigt, und mit entsprechenden Abbildungen belegt.

Die *Nasenkapsel* unseres Elchembryos ist, wie das Modell es zeigt, ein längliches, in seinem mittleren Teil stark aufgewölbtcs Gebilde. Nach

vorne und nach hinten von dieser Wölbung wird die Nasenkapsel bedeutend schmaler (Textabb. 11). Mit den anderen Teilen des Schädels verbindet sie sich erstens vermittels ihres Septum nasi, das die Fortsetzung des Septum interorbitale bildet, zweitens durch die Commissura sphenothmoidalis (Textabb. 10), die an einer Stelle den oberen hinteren Teil der Nasenkapsel mit der Ala orbitalis vereinigt. Auch an unserem Modell kann man, ähnlich wie es M. Vort beim Kaninchen tut, einen subcere-

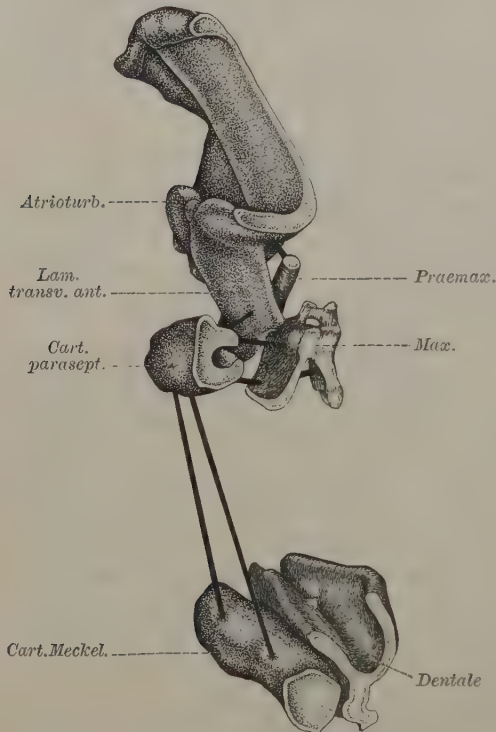


Abb. 5. Modellabschnitt B (vgl. Abb. 3) von hinten und medial gesehen. In dieser wie in allen nachfolgenden Abbildungen ist der Knochen gestrichelt, der Knorpel punktiert wiedergegeben.

wulst (siehe unten), zum Teil sogar über diesem Wulst gelegene Region ist etwa in der Mitte ihrer Länge, also gerade oberhalb der Basis der Lamina transversalis anterior, durch eine tiefe, vertikal verlaufende Rinne ausgezeichnet.

Septum nasi bildet eine homokontinuierliche Fortsetzung des Septum interorbitale und zieht sich bis an das vorderste Schnauzenende unseres Embryo, überall in seinem Verlaufe die ganze Höhe der knorpeligen Nasenkapsel einnehmend. Sein vorderster Teil springt frei vor,

und einen präcerebralen Teil der Nasenhöhle unterscheiden. In der Seitenwand der knorpeligen Nasenkapsel sind am Modell beinahe gar keine Öffnungen wahrnehmbar. Lediglich an einer Stelle des hinteren Teiles des vorderen Drittels der Nasenkapsel wird die Seitenwand ganz dünn und ist an einigen Stellen sogar unterbrochen. Dadurch dürfte aller Wahrscheinlichkeit nach die Ausbildung der Öffnung eingeleitet worden sein, die beim erwachsenen Tiere zu beobachten ist, wie aus der, der Abhandlung von A. JACOBI entlehnten Abbildung deutlich erkennbar ist (Textabb. 2). Diese, zwischen der vordersten Auftreibung (siehe weiter unten) der Nasenseitenwand und dem Sakter-

indem er oben nicht mehr vom Tectum nasi begleitet wird. Der Ober-
rand des Septums steht sonst überall in homokontinuierlicher Verbin-
dung mit der medianen Partie der knorpeligen Nasenkapselwand. Diese
Grenze, die Stelle also, unter welcher das Septum sich anheftet, ist fast
in der ganzen Länge der Nasenkapsel durch einen an ihrer Oberfläche
dorsal verlaufenden Sulcus suprasedalis markiert (Textabb. 4a). Nur
auf der relativ kurzen Strecke zwischen dem Hinterende des Nasale bis
zum Niveau der Lamina trans. ant. fehlt der Sulcus gänzlich, während
weiter nach hinten von
der Anlage des Nasen-
beines er durch eine
seichte und breite Ver-
tiefung repräsentiert
wird. Ebenfalls mit
einer seichten Vertie-
fung beginnend, jedoch
rasch ziemlich tief wer-
dend, verläuft der Sul-
cus von dem erwähnten
Niveau der Lam. trans.
ant. an nach vorne und
hört auf erst mit dem
Aufhören des ganzen
Septum nasi. Somit be-
sitzt der frei vorsprin-
gende Teil des Tectum
nasi keinen Sulcus mehr
(Textabb. 4 e). Der
Obertrand des Septums
ist hier ausgesprochen
dünnkantig.

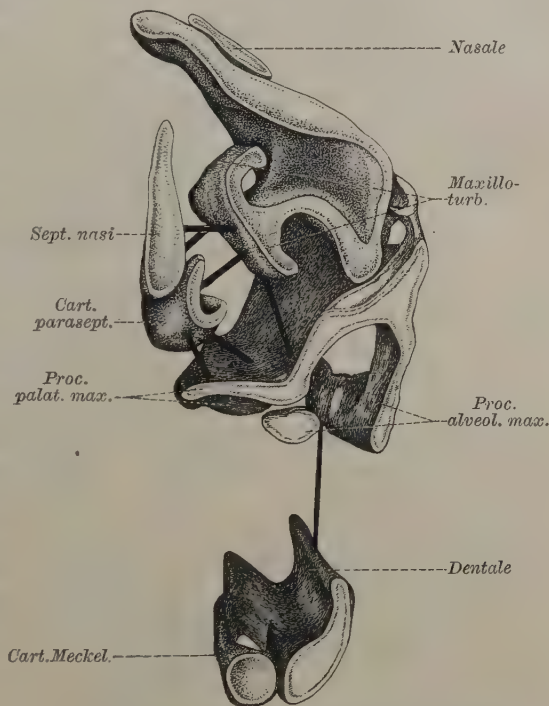


Abb. 6. Modellabschnitt D (vgl. Abb. 3) von hinten gesehen.

Was nun die Form-
veränderungen des Sep-
tum nasi in seinem Verlaufe anbelangt, so sind sie am leichtesten auf
Schnitten zu beschreiben. Von hinten bis ungefähr an die Höhe der Lam.
trans. ant. stellt das Septum auf Querschnitten mehr oder weniger die-
selbe Gestalt vor. Sein allgemeiner Umriß ähnelt einem schmalen Keil,
welcher außer der größten Ausbreitung seines Unterendes noch eine, wenn
auch kleinere Anschwellung in der Mitte besitzt. Der Unterrand ist halb-
kreisförmig bis oval abgerundet. Weiter nach vorne ändert sich bald die
Natur des Septums. Seine dünnste Stelle befindet sich nicht mehr oben,
dort wo er in das Tectum nasi übergeht, sondern in der Mitte, während
er gegen den Ober- und Unterrand dicker erscheint. Ungefähr auf der

Höhe des Hinterrandes der Lam. trans. ant. findet die Anheftung der Cartilago paraseptalis an das Septum statt, wobei zwischen beiden eine Vorknorpelschicht deutlich sichtbar ist (Textabb. 4a). Der Unterrand des nunmehr, wie oben erwähnt, ziemlich gleichmäßig dünn werdenden Septums springt jetzt winkelig nach unten vor, um später (etwa entsprechend der Lage der Cartilago alaris) eine mehr wellige Form zu erlangen.

Noch weiter nach vorn wird das Septum noch dünner und hat beinahe in seiner ganzen Höhe die Form einer gleichmäßig dicken, quer getroffenen Lamelle. Nur unten verbreitert sich plötzlich diese Platte und bekommt einen ganz geradlinigen Unterrand. Den schräg abgestumpften Seiten des dreieckigen Unterrandes des Septums sind die beiden Paraseptalknorpel, wie vorher beschrieben, eng angeschmiegt und zwar hauptsächlich mit ihrer oberen horizontalen Platte. Noch weiter oralwärts ist die untere Verbreiterung des Septums noch stärker entwickelt und die Verwachsung mit der Horizontalplatte des Paraseptalknorpels eine innigere geworden. Etwa 20 Schnitte weiter verschwindet die vorknorpelige Grenze zwischen den beiden erwähnten Elementen und die bereits vorher vom übrigen Paraseptalknorpel freigewordene Horizontalplatte stellt jetzt einen Bestandteil des Septums vor (Textabb. 4c). Hier sind wir fast an das vordere Ende der knorpeligen Nasalregion angelangt. Nun bekommt die Septumlamelle selbst eine neue Gestalt: oben dünn, wird sie ganz allmählich nach unten dicker, um sich plötzlich gegen den Unterrand mächtig zu verdicken. Die untere Partie des Septums besitzt jetzt die Umriss eines Trapezes, welches mit ihrer breiten Basis nach oben gerichtet ist (Textabb. 4d). Der Unterrand ist selbst nach oben konvex. An der Stelle nun, wo vom Tectum nasi sehr wenig geblieben ist, erscheint das Septum etwas dicker als vorher, während die Trapezform der Unterpartie allmählich schwindet und an ihrer Stelle eine Kreuzfigur übrig bleibt. Nach dem Verschwinden der seitlichen Arme dieser Figur sowie des Tectum nasi finden wir auf den vordersten Schnitten nur ein dünnes keilförmiges Septum, dessen Unterrand gabelförmig in zwei Äste geteilt ist (Textabb. 4e). Das äußerste Ende der Septumplatte entbehrt auch dieser Differenzierung.

Der subcerebrale, vom übrigen Teil durch den Vorderrand des Frontale abgegrenzte Teil der Nasenkapsel wird von der Lamina cribrosa, Foramen cribrosum und Cupula nasi posterior gebildet. Fast die ganze *Lamina cribrosa* wird durch eine gemeinsame große Öffnung, das Foramen cribrosum (Textabb. 10), derart durchlöchert, daß von der eigentlichen Lamina nur ihr medialster Teil als eine unbedeutende knorpelige Verdickung auf der dorso-lateralen Seite des Septum nasi nachbleibt. Diese Verdickung nimmt nach vorn hin an Breite zu, verbindet sich am oralen Rande des Foramen cribrosum mit dem Paries nasi, um so die vordere Begrenzung dieser Öffnung zu bilden. Medial wird das Foramen

cribrosum vom oben erwähnten Rand der Lamina cribrosa begrenzt. Sein lateraler Rand wird im vorderen Teil vom dorsalen Rande des Paries nasi, im hinteren von der Cupula nasi posterior gebildet. Die kaudale Ecke des Foramen cribrosum wird von einer Knorpelplatte verschlossen, welche den dorsalen Teil der hinteren Spitze der Cupula nasi posterior mit dem oberen Abschnitt des Septum nasi verbindet. Diese Platte stellt die einzige Verbindung des subcerebralen Nasenkapselabschnittes mit dem Septum nasi dar.

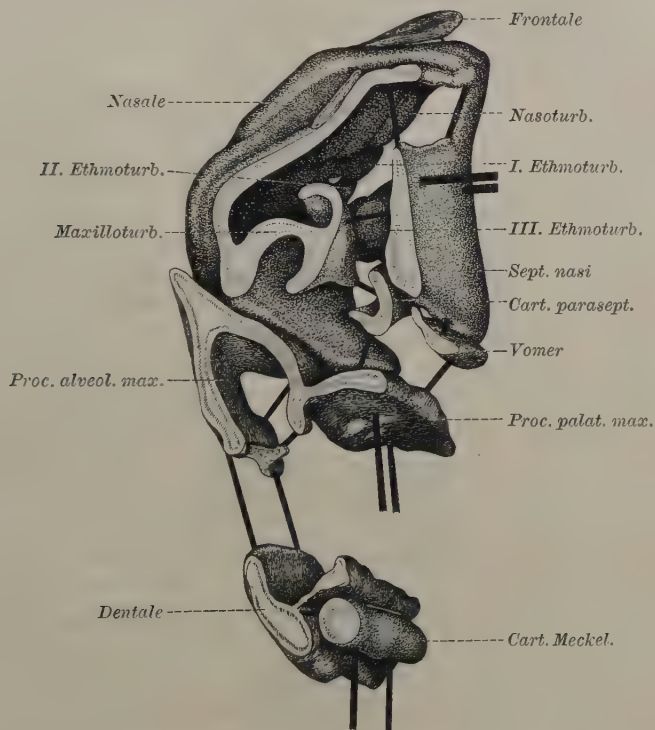


Abb. 7. Modellabschnitt E (vgl. Abb. 3) von vorne und medial gesehen.

Die *Cupula nasi posterior* besitzt von der Seite betrachtet (Textabb. 11) die Form eines sich nach hinten ziemlich stark verjüngenden Dreiecks, dessen Basis in der Längsfurche des die Cupula vom übrigen Teil der Nasenkapsel trennenden Sulcus lateralis posterior liegt. Unten setzt sich die Seitenwand der Cupula in eine schmale Platte, die Lamina posterior, fort. Nur auf den hintersten sieben Schnitten ist die *Cupula nasi posterior* noch allseitig knorpelig verschlossen, je weiter jedoch nach vorne wir unsere Schnittserie verfolgen, desto weniger bleibt von der medialen und ventralen (Lamina transversalis posterior) Wand übrig.

Unmittelbar über dem Sulcus lateralis posterior befindet sich der kaudale Rand der *Commissura sphenoethmoidalis*, die das kleine, an unserem Modell noch sichtbare Vorderende der Ala orbitalis mit dem dorsalen, kaudalen Teil des Paries nasi verbindet. Zwischen der Ala orbitalis und der lateralen Fläche der Cupula nasi posterior bleibt eine längliche Spalte: die Fissura orbitonasalis (Textabb. 10). Bekanntlich kommt diese Fissura in deutlicher Ausbildung beim Kaninchen (M. VOIT), *Trichosurus* (R. BROOM) und *Perameles* (E. CORDS) vor, während bei *Dasyurus* die entsprechende Gegend ein abweichendes Verhalten zeigt, wie es nach Angaben von BROOM neuerdings CORDS besonders betont. Die Ala orbitalis ist nämlich bei *Dasyurus* vorne mit der Nasenkapsel ganz verwachsen.

Der *präcerebrale Teil der Nasenkapsel* ist stärker in die Länge gezogen als der *subcerebrale*. Das Tectum nasi geht im vorderen Teil der Nasenkapsel steil in den Paries nasi über, während im hinteren Teil des präcerebralen Abschnittes dieser Übergang nur allmählich stattfindet. Hier ist die Nasenkapsel stark aufgeblasen. Diese Wölbung ist fast halbkugelförmig und richtet sich mit ihrer am weitesten vorgewölbten Fläche lateral. Auf dieser Wölbung sind auch einige den Vertiefungen an der Innenseite der Nasenkapsel entsprechende Erhebungen wahrnehmbar. Diese Erhebungen bezeichne ich mit VOIT als *Prominentia superior*, posterior und anterior, wenn auch an unserem Modell sie viel schwächer als dort ausgesprochen sind. Ebenso schwach entwickelt ist auch der vor dieser Wölbung befindliche, in dorsoventraler Richtung verlaufende Sulcus lateralis anterior, welcher gleichzeitig die hintere Grenze des hier länglich erscheinenden und deutlich ausgebildeten Sakterwulstes markiert.

Ganz oral besitzt die Nasenkapsel noch eine Wölbung. Letztere ist bedeutend kleiner als die im kaudalen Teil befindliche laterale und hat eine löffelförmige Gestalt, indem ihre lange Achse parallel der Längsachse der ganzen Nasenkapsel sich richtet. Der Vorderrand dieser Wölbung, welcher gleichzeitig auch der Vorderrand der ganzen Nasenkapsel ist, fällt (bei der Betrachtung von der Seite) von vorne oben nach hinten unten ab, und zwar bis zur Basis des Flügelknorpels. *Wenn auch unsere vordere Wölbung relativ noch schwach entwickelt ist und weder einen keilförmigen Vorsprung der unteren Partie seines Vorderrandes, noch ähnliche Konturen wie beim erwachsenen Tier aufweist, so dürfte seine Identität mit der bei dem adulten Tier oberhalb des Processus alaris gelegenen typischen Auftreibung des Seitenwandknorpels wohl ohne Zweifel angenommen werden.* Gerade diese Stelle des knorpeligen Nasenskelettes wird von JACOBI wie folgt charakterisiert: „Buccalwärts tritt der dorsale Seitenwandknorpel mit seinem zentralen Gegenstück in Verbindung durch eine dickwandige Aufwölbung, die auch äußerlich die Elchnase hinter dem Nasenloch wie aufgeblasen erscheinen läßt.“ Wir können also konsta-

tieren, daß dieses typische Merkmal der Gattung *Alces* bereits auf dem vorliegenden Stadium deutlich markiert ist.

Nach vorne von oben erwähntem Sulcus lateralis anterior hin zweigt sich vom unteren Teil der Seitenwand der Nasenkapsel eine fast sagittal verlaufende Platte ab: die *Lamina transversalis anterior* (Textabb. 5,

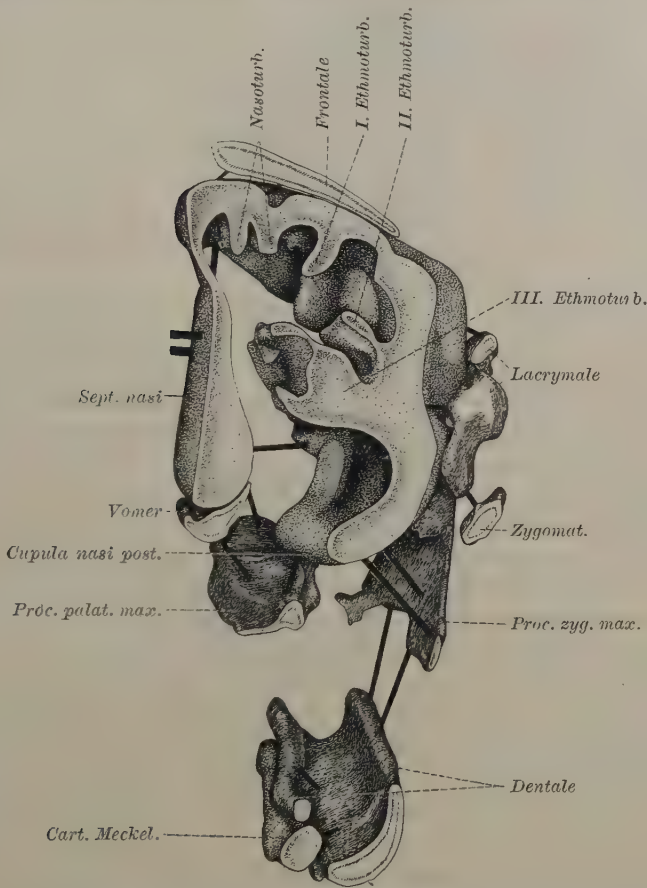


Abb. 8. Modellabschnitt E (vgl. Abb. 3 u. 7) von hinten und medial gesehen.

11 und 12). Diese in der Seitenansicht knieartig nach vorne gebogene Platte ist von oben nach unten und schwach von hinten außen nach vorne unten gerichtet. Mit ihrem schmalen Vorderende setzt sie sich homokontinuierlich in den Paraseptalknorpel fort.

Weiter nach vorne zweigt sich noch ein Gebilde, die *Cartilago alaris* (Textabb. 11, 12) ab. Ihrer Lage nach entspricht sie vollkommen derjenigen beim erwachsenen Tier. Wie das auf der schon erwähnten Ab-

bildung von JACOBI deutlich zu sehen ist, zweigt sich die Cartilago alaris von der Knorpelkapsel seitlich, und nicht von vorne, wie es bei anderen Ruminantia der Fall ist, ab. Solche seitliche Abzweigung bietet auch unser Modell. Ihrer Form nach ist die Cartilago alaris ebenfalls derjenigen des erwachsenen Tieres ähnlich, nur ist sie beim Embryo im allgemeinen schwach entwickelt. Sie besteht aus einer sich vom unteren Teil der Lateralwand der Nasenkapsel abzweigenden Platte: dem lateral und nach vorne gerichteten Flügelknorpel, und aus den auf ihm sitzenden Querhörnern. Diese Hörner zweigen sich vom Flügelknorpel kaudal und oral ab und sind auf diesem Stadium beide noch gleich stark entwickelt, und zwar in Form kleiner Fortsätze. Beim erwachsenen Tier ist das vordere Horn bedeutend stärker als das hintere. Die Hörner unseres Knorpels entsprechen augenscheinlich den in den gebräuchlichsten Lehrbüchern der Haustieranatomie (MARTIN, ELLENBERGER und BAUM) als „Ansatzknorpel“ bezeichneten Gebilden.

Im Gegensatz zur Seitenfläche der Nasenkapsel ist der *untere Teil oder der sogenannte Boden* derselben gar nicht einheitlich, denn einen großen Teil desselben nehmen Öffnungen ein. Im hinteren Teil des Nasenkapselbodens befindet sich die Fenestra basalis. Sie stellt eine große Öffnung vor, welche lateral von der Seitenwand der Nasenkapsel, vorne von der Lamina transversalis anterior, hinten von der Lamina transversalis posterior und medial von der Cartilago paraseptalis begrenzt wird.

Die *Lamina transversalis posterior* (Textabb. 9) bildet ein im kaudalsten Teil des Nasenhöhlenbodens liegendes Querplättchen. Mit ihrem medialen Rande verläuft sie längs dem Septum, ohne jedoch sich mit diesem zu vereinigen. Ähnliche Zustände finden sich vor beim Kaninchen (VOIT), Maulwurf (E. FISCHER), Igel (G. MICHELSSON), Hund (M. OLMSTEAD) und Schwein (CH. S. MEAD). Kaudal geht sie in den hinteren Teil der Cupula nasi posterior über; oral endet sie hingegen frei und verbindet sich nicht mit der Cartilago paraseptalis, wie das beispielsweise beim Kaninchen der Fall ist (VOIT, Abb. 2). Während die Lamina transversalis anterior sich unmittelbar von der Seitenwand der Nasenkapsel nach unten abzweigt und kann man sie somit auch an unserem Schädel, ähnlich wie an jenem von Kaninchen eher zur Seitenwand als zum Boden der Nasenkapsel zählen, gehört die Lamina transversalis posterior unmittelbar zum Nasenhöhlenboden.

Die sich auf dem Boden der Nasenkapsel hinziehende, die Fenestra basalis von der medialen Seite begrenzende, *Cartilago paraseptalis* (JACOBSONII) (Textabb. 5, 6, 7) beginnt am oralen Ende der Nasenkapsel und endet im kaudalen Viertel des präcerebralen Abschnittes dieser Kapsel, wobei sie stets dem ventralen Teile des Septum nasi anliegt. In seinem mehr kaudalen Teile stellt dieser Knorpel eine nur wenig tiefe Rinne dar, indem sie durch zwei Platten, von denen die mediale bedeutend höher

gelegen ist als die laterale, gebildet wird. Die Öffnung dieser Rinne richtet sich lateral und nach oben. In oraler Richtung wird die laterale Platte allmählich höher. In diesem offenen Zustande verläuft der Knorpel bis zur Mitte des präcerebralen Abschnittes der Nasenkapsel. Hier kommen beide Platten miteinander in Berührung und bilden einen ge-

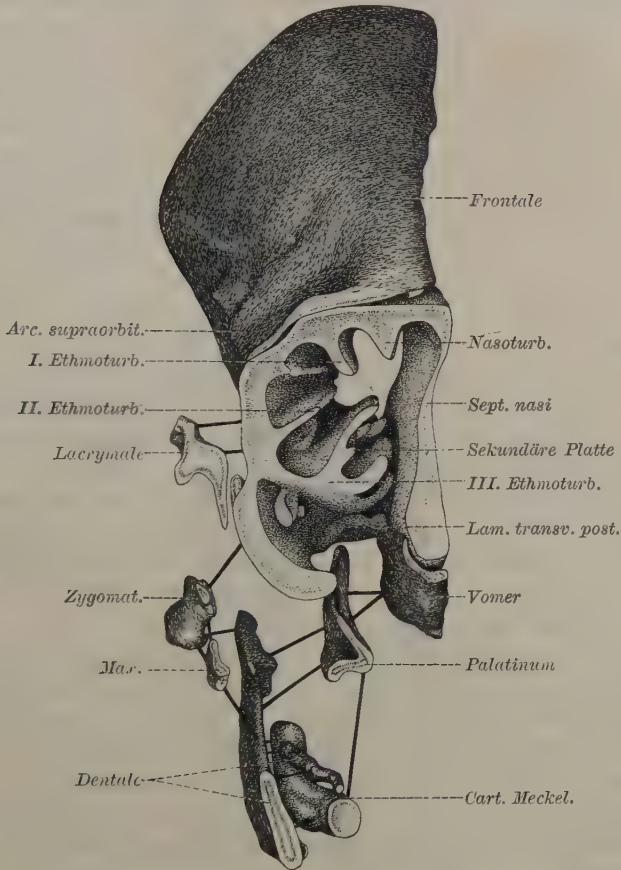


Abb. 9. Modellabschnitt *F* (vgl. Abb. 3) von vorne gesehen.

schlossenen Kanal. Er ist nur auf einer kurzen Strecke zu beobachten. Weiter nach vorne wird die Verbindung zwischen der lateralen und medialen Platte wiederum unterbrochen. Aus einem Kanal verwandeln sie sich jetzt in eine tiefe, mit ihrer Öffnung lateral und nach oben schauende Rinne, wobei die laterale Platte immer niedriger wird, während der Oberrand der medialen Platte einen kleinen lateralen Vorsprung erhält, welcher ebenfalls allmählich niedriger wird, um auf der Höhe des Überganges des vertikalen Vorderrandes der Lam. transv. ant. in ihren

horizontalen Arm (Knickungsstelle) zu verschwinden. Weiter nach vorne wird die Knorpelwandung des JACOBSONSchen Organs auf einer kurzen Strecke mehrmals verschiedentlich unterbrochen, um dann sich wieder in eine Rinne zu verwandeln. Jedoch schaut sie jetzt mit ihrer Mündung direkt nach unten, also beinahe in entgegengesetzter Richtung als vorhin. Sie ist bedeutend tief gleich nach der Insertionsstelle der Lam. transv. ant., wird aber nach vorne zu merklich seichter und seichter, um am Vorderende ganz zu verschwinden. An der Stelle der größten Tiefe der Rinne, also in unmittelbarer Nachbarschaft mit der Lam. trans. ant., zweigt die Cartilago paraseptalis dorsal eine breite, starke Platte lateralwärts ab (Textabb. 4b), welche allmählich in die ähnlich starke Ausbreitung (Ventralplatte) des Ventralrandes des Septum nasi übergeht (Textabb. 4c). Ganz vorne sehen wir an unserem Modell (Textabb. 11) noch einen Teil der Vertikalplatte des Septums in unmittelbarer Verbindung mit der Cartilago paraseptalis.

Von der Innenseite ist die Knorpelkapsel der Nase von den in sie hineinragenden Knorpelvorsprüngen, den Conchen, gefüllt. Besonders stark sind diese im hinteren Teil der Nasenkapsel, also wo die Ethmoturbinalia liegen, entwickelt. Im vordersten Teile der Nasenkapsel, unmittelbar über der Befestigungsstelle des alaren Knorpels biegt sich der ventrale Teil der Nasenkapselwand nach innen um und bildet das *Atrioturbinale* (Textabb. 5 und 12). Diese Muschel besitzt ganz kleine Abmessungen. Indem sie nach hinten verläuft, geht sie in das Maxilloturbinale über, wobei an der Übergangsstelle der einen Muschel in die andere beim Elche, im Gegensatz zum Kaninchen und Igel keine *Incisure maxillo-atrioturbinalis* vorhanden ist.

Das *Maxilloturbinale* (Textabb. 6, 7 und 12), das mit seinem oralen Rande bis zum kaudalen Rande der Lamina transversalis anterior reicht, wird, ebenso wie das Atrioturbinale, in seinem vorderen Teile durch den nach innen gebogenen ventralen Rand der Lateralwand der Nasenkapsel gebildet. Weiter nach hinten erhebt sich die Basis der Muschel (ihr Ansatzrand) bogenförmig nach oben derart, daß der untere Rand der Nasenkapsel frei unter der Muschel hinabhängt. Die Muschel selbst ist ursprünglich eine kleine Platte, weiter nach hinten wird sie allmählich höher, und läßt bereits auf dem vorliegenden Stadium wahrnehmen, daß sie ähnlich dem erwachsenen Zustande aus einer an der Wand der Nasenkapsel befestigten Grundplatte und aus auf dieser sitzenden Platten, einer nach oben und einer nach unten gerichteten, besteht. Auf dem ungefähr durch die Mitte der Muschellänge gehenden Schnitt erscheint sie T-förmig, wobei der obere Balken dieses Buchstaben in der Hauptsache von oben medial nach unten lateral gerichtet ist. Die obere Platte der Muschel ist größer als die untere. Sie erhebt sich nach oben, bildet eine kleine Biegung lateral und dann schwach nach

unten. Die untere Platte zeigt eine deutliche laterale Neigung. Das Maxilloturbinale verläuft vom hinteren Teil der Lam. transv. ant. bis an das Niveau des Vorderrandes des Lacrymale, welcher in seiner Lage ziemlich genau dem hinteren freien Ende der Cartilago paraseptalis entspricht.

Das *Nasoturbinale* (Textabb. 7 und 8) fußt an der dorsalen Wand der Nasenkapsel. Es stellt eine gestreckte, im oberen Teil der Nasenkapsel

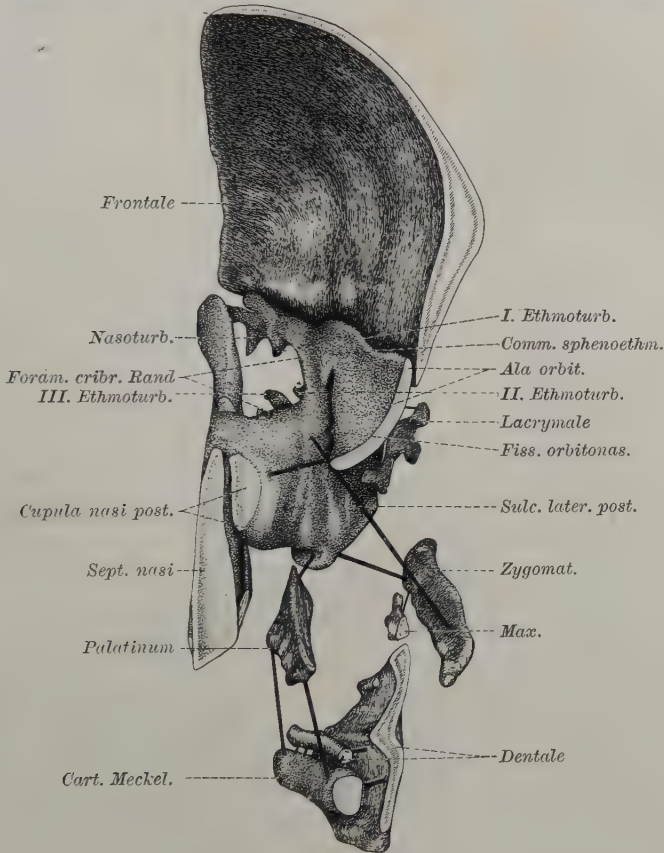


Abb. 10. Modellabschnitt F (vgl. Abb. 3 und 9) von hinten gesehen.

verlaufende, hügelartige Erhebung dar. Das vordere Ende dieser Erhebung befindet sich ungefähr über der Stelle, wo das Maxilloturbinale sich in die obere und untere Platte gliedert. Seine Hügelgestalt behält das Nasoturbinale bis an die hintere Grenze bei, um alsbald in der Form einer ziemlich stark vorspringenden Kante in der Nähe der Lamina cribrosa aufzuhören.

Was nun die Ethmoidalregion (Textabb. 7—10) anbelangt, so muß zunächst erwähnt werden, daß in der nachfolgenden Beschreibung die

Reihenfolge der Turbinalia dem in dem Handbuch von M. WEBER angenommenen Modus entspricht. Somit geschieht die Numerierung der Muschel in der Richtung von oben nach unten.

Unter der Stelle, wo das Nasoturbinale seine Hügelform verändert, befestigt sich an die Seitenwand der Nasenkapsel das *erste Ethmoturbinale*. Dieses ist eine kleine Muschel, welche sich, ähnlich wie alle Muscheln dieser Region, mit ihrem hinteren Ende an den lateralen Rand der Lamina cribrosa befestigt. Diese Muschel verläuft von vorne unten nach hinten oben und ist mit ihrer Konvexität nach vorne oben gerichtet.

Unter ihr befindet sich das *Ethmoturbinale II*. Seiner Form nach gleicht es dem Ethmoturbinale I. Es besitzt ebenfalls kleine Dimensionen, hat die Form einer dünnen und schmalen Lamelle, ist mit seiner breiten Basis an die laterale Wand der Nasenkapsel befestigt, mit seinem medialen Rand gegen das Septum nasi frei vorspringend. Diese Muschel zieht sich von vorne nach hinten in vollkommen horizontaler Richtung. Noch weiter unten befestigt sich an die Lamina cribrosa das *Ethmoturbinale III*. Dieses ist die mächtigste Muschel der Ethmoidalregion. Ihr vorderer Rand liegt um einige Schnitte hinter dem kaudalen freien Ende des Maxilloturbinale; der hintere Rand befestigt sich, wie gesagt, an der Lamina cribrosa. Das Ethmoturbinale III besteht aus einer Basalplatte, die sich ihrer ganzen Länge nach an die innere Seite des Paries nasi befestigt, und aus den sich von dieser Platte nach oben abzweigenden und ihrerseits noch Platten zweiter Ordnung abgebenden, senkrechten Teilen. Im allgemeinen gehen von der Basalplatte zwei Seitenplatten nach oben ab. Die obere dieser Platten trägt auf ihrer Medianfläche einen kleinen Vorsprung — die sekundäre Muschelplatte. Der Bau dieses Ethmoturbinale gleicht also hier mehr oder weniger demjenigen beim erwachsenen Tier.

Noch weiter nach unten ist das *Ethmoturbinale IV* gelegen, welches sich in Form einer stark nach unten konvexen Platte nahe dem Unterand der Cupula nasi posterior hinzieht und sich hinten an der Lamina cribrosa befestigt. Ihrer Größe nach ist sie die zweitgrößte Muschel der Ethmoidalregion. Ihre Basis verläuft ungefähr parallel dem Ethmoturbinale I. Endlich ganz hinten, an der Übergangsstelle der Seitenwand der Cupula nasi posterior in ihren Boden (Lamina transversalis posterior), in ihrer Ausdehnung nur um wenigens der Länge dieses Bodens nachstehend, zieht das kleine *Ethmoturbinale V* hin. Auf unseren Abbildungen ist diese Muschel leider nicht wahrnehmbar.

Zwischen dem ersten und zweiten, sowie zweiten und dritten Endoturbinale sind kleine Leisten an der Nasenwand vorhanden, welche wohl als schwach entwickelte Ectoturbinalia betrachtet werden müssen.

Das Verhältnis zwischen den Maxillo-, Naso- und Ethmoturbinalia entspricht auf diesem Stadium nicht demjenigen beim erwachsenen Tier

(vgl. den 1. Teil dieser Arbeit). Während im adulten Zustande das bis ans vordere Ende der Nasenhöhle reichende Nasoturbinale mächtig entwickelt ist, und die Ethmoturbinalia auf den hintersten unteren Abschnitt

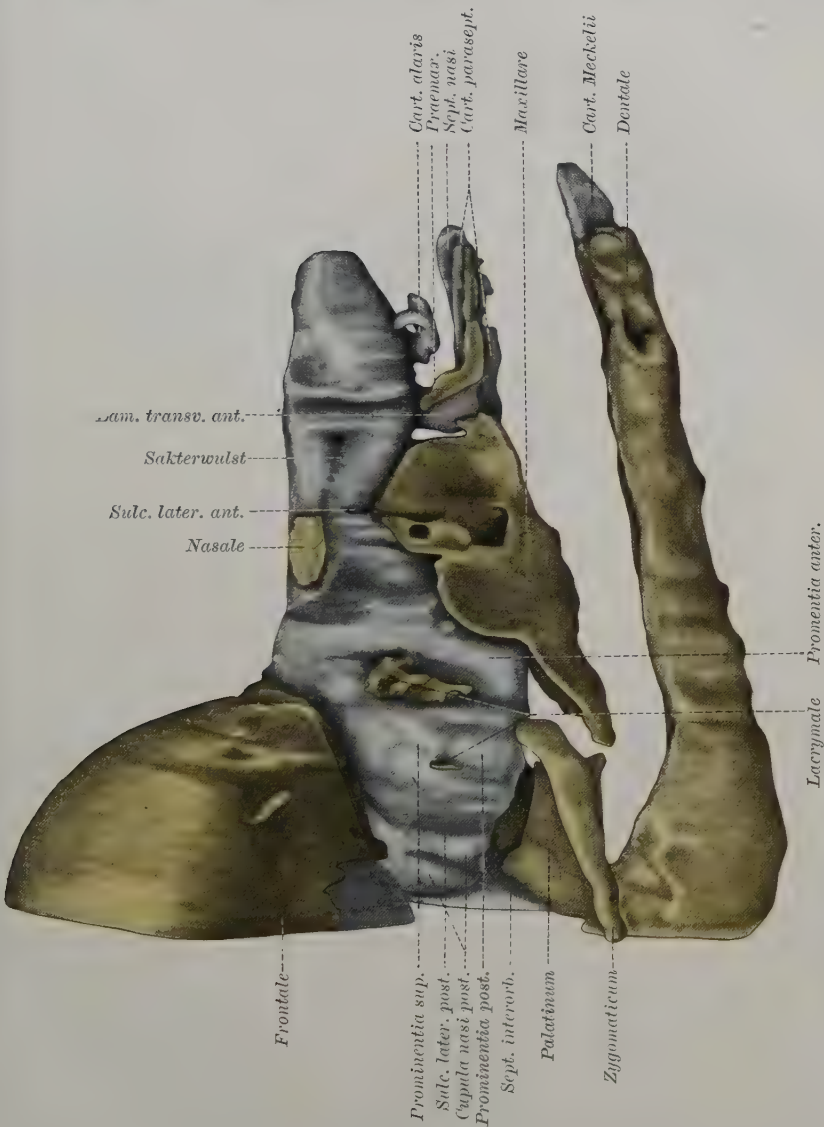


Abb. 11¹. *Alces alces* L. Embryo, Nasenspitze-Scheitellänge 22 mm. Modell der rechten Hälfte der Nasenregion. Laterale Ansicht.
¹ Die Abbildungen 11 und 12 entsprechen in ihrer Größe etwa der halben Größe unseres Modells. Knorpelige Teile grau, Knochen gelb gehalten.

der Nasenhöhle beschränkt sind, begegnen wir bei unserem Embryo dem, relativ genommen, merklich stärker entwickelten Apparat der Ethmoturbinalia, während das Nasoturbinale noch unbedeutend erscheint.

C. Die Knochenelemente.

Auf dem Entwicklungsstadium unseres Embryo hat kein einziges Knochenelement seine endgültige Entwicklung und Form erlangt.

Das mit seinem Vorderrand unmittelbar vor die Lamina cribrosa reichende *Frontale* ist beim Embryo stark aufgetrieben und außerordentlich dünn, während es beim erwachsenen Tier einen dicken, flachen, auf seiner vorderen Seitenfläche Hörner tragenden Knochen bildet. Das *Frontale* bedeckt den vorderen Teil der *Ala orbitalis*. Auf dieser Fläche trägt das *Frontale* einen kleinen Vorsprung, den *Arcus supraorbitalis*. Ventral und kaudal von diesem bildet das Stirnbein eine kleine Vertiefung, welche zusammen mit der äußeren Fläche der *Cupula nasi posterior* und der *Ala orbitalis* die hintere und mediale Wand der Augenhöhle zu formen hilft. Von unten und lateral wird dabei die *Orbita* von Anlagen des *Palatinum* und des *Zygomaticum* begrenzt.

Unter dem ventralen Rand der *Cupula nasi posterior* befindet sich als ein ziemlich breiter, flacher, vertikal gestellter Knochen, das *Palatinum*. An seinem oralen Teil trägt es einen Vorsprung, welcher die Form einer dreieckigen, senkrecht zum übrigen Teil des Knochens liegenden Platte besitzt.

Das *Zygomaticum* zeigt auf diesem Stadium die Form eines länglichen, überall gleich dicken Stäbchens und verläuft von hinten unten nach vorne oben. Mit seinem vorderen Rand bedeckt das *Zygomaticum* etwas den Dorsalrand des hinteren Teiles des *Processus zygomaticus maxillae*. Hinten dehnt es sich mit seinem freien Rande über den dorsalen Rand des *Dentale* aus.

Über dem freien vorderen Ende des *Zygomaticum*, unmittelbar der Knorpelkapsel anliegend, befindet sich die Anlage des *Lacrymale*. Auf diesem Stadium stellt es noch einzelne, untereinander nicht verbundene Knocheninseln dar.

Dorsal und oral vom *Lacrymale* liegt das *Nasale* in Form eines kleinen, viereckigen, durch einen großen Zwischenraum vom *Frontale* noch geschiedenen Plättchens. Es ist noch sehr schwach entwickelt und bedeckt nur einen ganz kleinen Teil der knorpeligen Nasenkapsel.

Einen großen Teil der lateralen und ventralen Fläche der Nasenkapsel nimmt das *Maxillare* (Textabb. 7 und 11) ein. Verhältnismäßig ist es bereits gut entwickelt und läßt die Bildung der beim erwachsenen Tier auf diesem Knochen vorhandenen Fortsätze: der *Processus frontalis* und *zygomaticus*, *alveolaris* und *palatinus* erkennen. Der *Processus frontalis* erhebt sich kegelartig nach oben, reicht jedoch mit seinem dorsalen Rande nicht bis zum *Nasale*. Der *Processus zygomaticus* verläuft in Form eines länglichen Fortsatzes nach hinten und wird in seinem dorsalen und kaudalen Teil vom oralen Rande des *Os zygomaticum* bedeckt. Der *Processus alveolaris* wird durch den in ihm befindlichen Al-

veolarraum für die Backenzähne in zwei Platten, die laterale und mediale, geteilt. Letztere beteiligt sich an der Bildung des knöchernen Mundhöhlendaches. Von der medialen Fläche dieser Platte zweigt sich nämlich

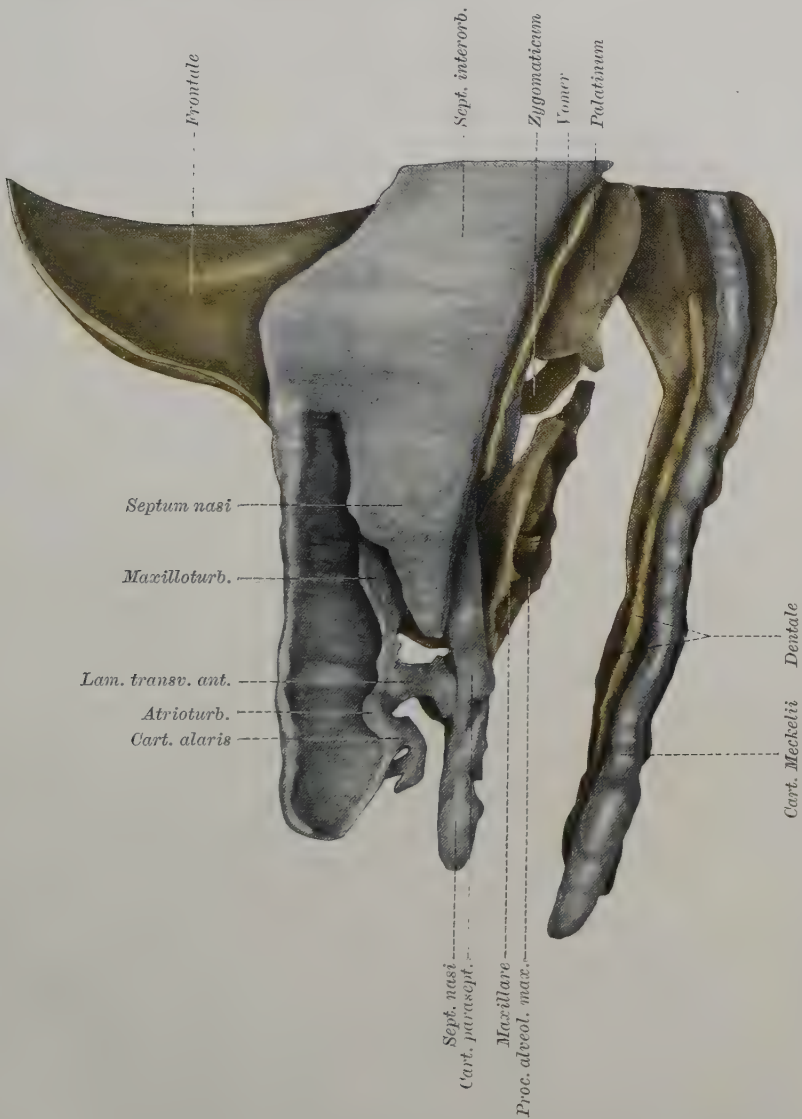


Abb. 12. *Alces alces* L. Embryo, Nasenspitze-Scheitellänge 22 mm. Modell der rechten Hälfte der Nasenregion. Mediale Ansicht.

der Processus palatinus maxillae ab. Als eine kleine Platte erstreckt sich dieser Fortsatz an der Ventralwand der Nasenkapsel und endet frei, ohne den Vorderrand des Os palatinum erreicht zu haben.

Vor dem Maxillare befindet sich ein dünner Knochen, die Anlage des *Praemaxillare*. Er besteht gleichsam aus zwei Fortsätzen. Der eine davon beginnt am Oberrand der *Lamina transversalis anterior*, verläuft nach unten vorne und geht unter einem stumpfen Winkel in den zweiten Fortsatz über, welcher der *Cartilago paraseptalis* entlang sich nach vorne richtet. Mit seinem freien Ende springt das *Praemaxillare* ein wenig über die Grenzen des vorderen, freien Endes der Nasenkapsel vor.

D. Der Unterkiefer.

Bei unserem Embryo sind der MECKELSche Knorpel und das Dentale gleich gut entwickelt.

Der MECKELSche *Knorpel* stellt einen in seiner ganzen Länge fast gleich dicken Knorpelstab dar. Auf den Schnitten besitzt er die Form eines drehrunden Gebildes. Der Knorpel verläuft von hinten nach vorne in Begleitung von Dentale und hört auf mit seinem freien Ende ein wenig früher als das letztere.

Das *Dentale* stellt einen langen Knochen dar, der der Außenseite des MECKELSchen Knorpels eng anliegt. Auf seiner oberen Fläche trägt das Dentale die tiefe Zahnrinne, durch welche es oben in zwei Platten geteilt wird. In diesem Zustande verläuft das Dentale vom oralen Ende des MECKELSchen Knorpels bis zum kaudalen Drittel desselben auf unserem Modell. Hier verliert die mediale Platte des Dentale ihre Verbindung mit der lateralen, bildet einen ziemlich feinen Stab und endet vor dem kaudalen Rande des MECKELSchen Knorpels. Hinter der Trennungsstelle beider Platten beginnt die Lateralplatte sich in ihrem dorsalen Teil zu vergrößern, so daß der Oberrand des kaudalen Teiles des in diesem Modell dargestellten Dentalabschnittes in schräger Richtung gehoben erscheint.

* *

Am Schluß unserer Ausführungen angelangt, müssen wir betonen, daß die Ausbeute an Tatsachen, welche als besonders typische für unsere Art *Alces alces* gedeutet werden könnten, nicht groß ist. Durch den Umstand gebunden, daß uns keine freie Auswahl der Untersuchungsstadien möglich war, daß wir uns vielmehr auf das zufällig vorgelegene Material beschränken mußten, haben wir von Anfang an bloß angestrebt, einen kleinen Beitrag, und zwar notgedrungen mehr gelegentlicher Natur, zur Ontogenie der absonderlichen typischen Gestaltung der Nasenregion des Elches zu liefern. Die durch das Material gegebene fragmentarische Behandlung dieser Frage läßt eine Zusammenfassung der von uns gewonnenen Einblicke entbehrlich erscheinen. Um so mehr, als in der vorliegenden Schrift die wichtigsten Feststellungen durch Kursiv hervorgehoben sind.

Literatur.

- Rütimeyer, L.** (1866): Versuch einer natürlichen Geschichte des Rindes in seinen Beziehungen zu den Wiederkäuern im Allgemeinen. Neue Denkschr. Schweiz. Ges. Naturwiss. **22**. — **Brandt, J. F.** (1870): Beiträge zur Naturgeschichte des Elens in bezug auf seine morphologischen und paläontologischen Verhältnisse, sowie seine geographische Verbreitung, nebst Bemerkungen über die mioäne Flora und Insektenfauna des Hochnordens. Mém. Acad. St.-Petersbourg 7. Sér., **16**. — **Born, G.** (1879): Die Nasenhöhle und der Tränennasengang der amnioten Wirbeltiere. Morph. Jb. **5**. — **Schwalbe, G.** (1882): Über die Nasenmuscheln der Säugetiere und des Menschen. Sitzgsber. phys.-ökol. Ges. Königsberg **23**. — **Hochstetter, F.** (1891): Über die Bildung der inneren Nasengänge oder primitiven Choanen. Verh. anat. Ges., Erg.-H. z. Anat. Anz. **6**. Jg. — **Seydel, O.** (1891): Über die Nasenhöhle der höheren Säugetiere und des Menschen. Morph. Jb. **17**. — **Keibel, F.** (1893): Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Nase und des oberen Mundrandes (Oberlippe) bei Vertebraten. Anat. Anz. **8**. — **Stehlin, H. G.** (1893): Zur Kenntnis der postembryonalen Schädelmetamorphosen bei Wiederkäuern. Basel. — **Zuckerkandl, E.** (1893): Anatomie der Nasenhöhle. — **Spurgat, F.** (1896): Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Nasen- und Schnauzenknorpel des Menschen und der Tiere. Morph. Arb. **5**. — **Mihalkowitsch, V. v.** (1898): Nasenhöhle und Jacobsonisches Organ. Anat. H. **11**. — **Fischer, E.** (1901): Das Primordialkranium von *Talpa europea*. Ebenda **17**. — **Peter, K.** (1901): Die Entwicklung des Geruchsorgans und Jacobsonischen Organs in der Reihe der Wirbeltiere. Hertwigs Handb. d. vergl. u. experim. Entw. d. Wirbeltiere **2**, T. 2. — **Beecker, A.** (1903): Vergleichende Stilistik der Nasenregion bei den Sauriern, Vögeln und Säugetieren. Morph. Jb. **31**. — **Fischer, E.** (1903): Zur Entwicklungsgeschichte des Affenschädels. Z. Morph. u. Anthropol. **5**. — **Blendinger, W.** (1904): Das Cribrum der Säugetiere. Morph. Jb. **32**. — **Rörig, A.** (1904): Das Wachstum des Schädels von *Capreolus vulgaris*, *Cervus elaphus* und *Dama vulgaris*. Bibliotheca Medica Abt. A, H. **14**. Stuttgart. — **Weber, M.** (1904): Die Säugetiere. 1. Aufl. — **Gaupp, E.** (1905): Die Entwicklung des Kopfskelettes. Hertwigs Handb. d. vergl. u. experim. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere **3**, Abt. 2. Jena. — **Perna, G.** (1906): Die Nasenbeine. Eine embryologische und vergleichend-anatomische Untersuchung. Arch. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. H. **2/3**. — **Sacurai, T.** (1906): Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Rehes (*Cervus capreolus*). Keibels Normentafeln **6**. H. — **Anton, W.** (1908): Beitrag zur Morphologie des Jacobsonischen Organs und der Nasenhöhle der Cryptobronchiaten. Morph. Jb. **38**. — **Ellenberger, W.** und **Baum, H.** (1908): Vergleichende Anatomie der Haustiere. 12. Aufl. Berlin. — **Broom, R.** (1909): Observations on the Development of the Marsupial Skull. Proc. of the Linn. Soc. New South Wales. **34**. — **Mead, Ch. S.** (1909): The chondrocranium of an Embryo Pig *Sus scrofa*. Amer. J. Anat. **9**. Zit. n. Cords. — **Voit, M.** (1909): Das Primordialkranium des Kaninchens unter Berücksichtigung der Deckknochen. Anat. H. **38**, H. **3**. — **Anton, W.** (1911): Die Nasenhöhle der Perennibranchiaten. (Ein Beitrag zur Phylogenese des Jacobsonischen Organs.) Morph. Jb. **44**. — **Olmstead, M.** (1911): Das Primordialkranium eines Hundeembryo. Anat. H. **43**. Zit. n. Cords. — **Frets, G. P.** (1912): Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Ontogenie der Nase der Primaten. I. Beobachtungen und Bemerkungen zur Entwicklung der Nase bei einigen catarrhinen Affen, Säugern und dem Menschen. Morph. Jb. **44**. — **Martin, P.** (1912): Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Stuttgart. — **Matthes, E.** (1912): Zur Entwicklung des Kopfskelettes der Sirenen. I. Regio ethmoidalis des Primordialkraniums von *Manatus latirostris*. Jena. Z. Naturwiss. **48**. — **Peter, K.** (1912): Die Entwicklung der Nasenmuscheln bei

Mensch und Säugetier. Arch. mikrosk. Anat. **79**. — **Burlet, H. M.** (1913): Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. Morph. Jb. **45**. — **Frets, G. P.** (1913): Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Embryologie der Nase der Primaten. Ebenda **45**. — **Gaupp, E.** (1913): Die Morphologie der Wirbeltiere. Die Kultur der Gegenwart T. III, Abt. IV. — **Peter, K.** (1913): Atlas der Entwicklung der Nase und des Gaumens beim Menschen mit Einschluß der Entwicklungsstörungen. Jena: G. Fischer. — **Frets, G. P.** (1914): Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Embryologie der Nase der Primaten. 3. Regio ethmoidalis des Primordialkraniums mit Deckknochen von catarrhinen Affen, Prosimiae und dem Menschen. Morph. Jb. **49**. — **Cords, E.** (1915): Über das Primordialkranium von *Perameles*. Anat. H. **52**, H. 1. — **Jacobi, A.** (1920): Die Nase des Elches (*Alces alces*). Anat. Anz. **52**. — **Matthes, E.** (1921): Primordialkranium von *Halicore dugong*. Z. Anat. **60**. — (1921): Neuere Arbeiten über das Primordialkranium der Säugetiere. Erg. Anat. **23**. — **Michelsson, G.** (1922): Das Chondrokranium des Igels (*Erinaceus europeus*). Z. Anat. **65**, H. 4/6. — **Zietzschmann, O.** (1924): Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der Haustiere. Abt. 3. Berlin. — **Limberger, R.** (1926): Beitrag zur Darstellung des Knorpelschädels vom Pferd. Morph. Jb. **55**. — **Weber, M.** (1927): Die Säugetiere. 2. Aufl. T. I.

ZUR BIOLOGIE UNSERER SÜSSWASSER-MUSCHELN.

Von

MAX EGON THIEL

(Hamburg).

(Eingegangen am 1. August 1928.)

Bei meinem „Versuch, die Verbreitung der Arten der Gattung *Sphaerium* in der Elbe bei Hamburg aus ihrer Lebensweise zu erklären (33)“ konnte in der Hauptsache nur die Lebensweise von *Sphaerium corneum* zugrunde gelegt werden, weil diese Art durch ihr massenhaftes Auftreten im Hafengebiet am leichtesten zugänglich war. Allerdings stand sie als häufigste Art auch im Mittelpunkt des Interesses. Aber ich empfand es von Anfang an als eine Lücke, daß sich die Ausführungen nur auf die Lebensweise einer Art stützen konnten und hatte den Wunsch, auch die der anderen Arten näher zu studieren. Vor allem fragte es sich, wie weit diese nahe verwandten Arten, die sich eigentlich nur durch quantitative Merkmale unterscheiden, auch biologisch verschieden sind und wie weit an der einen Art gemachte Beobachtungen auf die anderen übertragen werden dürfen, eine Frage, deren Beantwortung durch die Ausführungen I. A. W. GROENEWEGENS (12) direkt gefordert schien. Zugleich lag darin das allgemeine gleichen Organisation verschiedener Arten auf ein gleiches biologisches Verhalten schließen?

Um diese Verhältnisse zu prüfen, wurden in den Jahren 1926/27 mit zwei anderen Arten der Gattung *Sphaerium*, *Sph. rivicola* und *Sph. solidum*, ähnliche Untersuchungen angestellt wie 1924 und 1925 mit *Sphaerium corneum*, die ich als „Weitere Mitteilungen zur Lebensweise von *Sphaerium corneum*“ (35) veröffentlicht habe. Bei den neuen Untersuchungen handelte es sich nun um eine Art, die etwas kleiner ist als *Sphaerium corneum* und eine andere, die etwa doppelt so groß ist. Beide unterscheiden sich außerdem von *Sphaerium corneum* durch eine härtere Schale, *Sphaerium solidum* auch durch eine starke konzentrische Riefelung derselben. Es fragte sich also, ob diese Unterschiede sich irgendwie in dem biologischen Verhalten der drei Arten bemerkbar machen?

Gleichzeitig ausgeführte Untersuchungen über das Abwechseln des Wachstums der Schalendimensionen an diesen Arten sowie an *Anodonta complanata*, *Dreissena polymorpha* und *Pisidium amnicum*, über die ich

an anderer Stelle berichten werde, ergaben die Möglichkeit eines Vergleichs des Wachstums dieser Arten mit dem der Sphaeriiden.

Bei der Durchsicht der Literatur über das Wachstum der anderen Arten konnte ich feststellen, daß die Angaben über die Lebensweise unserer Süßwassermuscheln sehr spärlich und weit in der Literatur zerstreut sind. Es schien mir daher gut, hier die in der Literatur vorhandenen Daten über die Lebensweise der anderen Muscheln gesammelt darzustellen. Dabei erwiesen sich die Verhältnisse der Unioniden als im ganzen recht gut bekannt. Nur dem Wachstum ist weniger Aufmerksamkeit zu Teil geworden. Auch die Biologie von *Dreissena* ist bis auf das Wachstum bereits ganz gut bekannt, während über *Pisidium* keine Angaben vorhanden sind.

Die Methode war im allgemeinen die gleiche wie bei meinen früheren Arbeiten mit *Sphaerium corneum* (35, 36). Die Muscheln wurden in geeigneten Behältern, die eine gute Wasserzirkulation gestatteten, im Freien ausgesetzt und in bestimmten Zeitabständen gemessen. Die Behälter waren meistens die schon früher verwandten kleinen Körbchen aus Zelluloid, deren Wände mit vielen kleinen Löchern versehen sind (vgl. 36, S. 91, Abb. 3). Für die Versuche mit *Dreissena* verwandte ich ebensolche Körbchen in größeren Dimensionen und mit größeren Löchern in den Wänden. Bei den Versuchen mit Anodonta hatte ich eine große Holzkiste, deren Wände in regelmäßigen Abständen mit größeren Löchern versehen waren und die auf den Grund versenkt wurde. Einige Anodonten hielt ich auch in der größeren Form der Zelluloidkörbchen, die ich für *Dreissena* verwandte. Im allgemeinen befanden sich in jedem Körbchen je nach der Größe der Art und der Individuen eine kleinere oder größere Zahl von Tieren, die in den drei Dimensionen Länge, Höhe und Dicke gemessen waren. Ordnete man sie dann nach der Größe, so konnte man immer die zusammengehörenden wieder herausfinden, selbst wenn die Tiere in einer oder zwei Dimensionen übereinstimmten.

Die Beschaffung des verschiedenartigen Materials in für diese Versuche ausreichender Menge war zum Teil mit großen Schwierigkeiten verknüpft, worauf der späte Beginn der Versuche im Jahre 1926 zurückzuführen ist. Schließlich gelang es mir auf 2 Terminfahrten der Fischereibiologischen Abteilung, auf denen Herr Prof. EHRENBAUM mehrmals für mich dredschen ließ, eine genügende Anzahl von Tieren zu bekommen. Herrn Prof. EHRENBAUM möchte ich daher für die freundliche Unterstützung meinen herzlichen Dank aussprechen.

Die Durchführung der Untersuchungen für alle diese Arten in so großem Stile wie sie für solche statistischen Untersuchungen nötig ist, wurde mir ermöglicht durch das liebenswürdige Entgegenkommen der Zollbehörde und der Direktion der Hamburger Wasserwerke. Erstere gestattete mir das Betreten eines ihrer zur Zeit unbenutzten Pontons am

Zollkanal im Hamburger Hafen und das Arbeiten in einem darauf befindlichen Büro, letztere das Betreten des Gebietes der Filteranlagen der Hamburger Wasserwerke auf Kalte Hofe oberhalb Hamburgs und das Aushängen meiner Versuchskörbchen an einem Ponton in einem kleinen, ihnen gehörigen Hafen. Das Hinausverlegen der Versuche aus dem Gebiet des Hamburger Hafens war für die das reine Wasser bevorzugenden Arten *Sphaerium rivicola*, *Sphaerium solidum*, *Pisidium amnicum* und *Dreissena polymorpha* eine Notwendigkeit. Beiden Behörden spreche ich auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank für ihr Entgegenkommen aus.

Die wesentlichste Erleichterung meiner Arbeiten, im Winter 1926/27 sogar die Durchführung derselben überhaupt, verdanke ich dem Leiter der Außenstation Kalte Hofe des Hygienischen Staatsinstituts in Hamburg, Herrn Dr. P. KEIM, der mir in seinem Laboratorium, das dem oben erwähnten Hafen direkt gegenüberliegt, zu arbeiten gestattete. Dadurch wurde es möglich, die Tiere direkt an Ort und Stelle zu messen, anstatt sie wie früher jedesmal in die Stadt und wieder hinauszubringen, wodurch sie bei der Messung viel längere Zeit außerhalb des Wassers sein mußten als bei den vorliegenden Untersuchungen. Auch sonst unterstützte mich Herr Dr. KEIM in jeder Weise und stellte mir auch die Temperaturen des Elbwassers, die täglich zweimal (vor Eintritt der Ebbe und vor Eintritt der Flut) für die Arbeiten in seinem Laboratorium festgestellt werden, zur Verfügung. Ich möchte daher Herrn Dr. KEIM an dieser Stelle noch einmal meinen ganz besonderen Dank aussprechen.

Neben dieser tatkräftigen Hilfe wurden meine Versuche durch die Gunst der Witterungsverhältnisse im Winter 1926/27 gefördert, die es mir ermöglichten, meine gesamten Versuche über Winter fortzuführen. Gerade dadurch gelang es mir, verschiedene Fragen, die auch bei meinen früheren Untersuchungen noch problematisch geblieben waren, endgültig zu entscheiden wie z. B. das Wachstum und die Fortpflanzung der Cycladiden während des Winters. Wie ich schon früher vermutet hatte, hört das Wachstum im Winter und zwar bei Temperaturen von etwa 8° an ganz auf, um im Frühjahr beim Übersteigen dieser Temperatur wieder zu beginnen. Auch die Fortpflanzung hört in dieser Zeit auf. Noch 1926 hatte GROENEWEGEN (12) behauptet, daß auch im Winter Junge geboren würden, weil er aus *Sph. rivicola*, die er unter dem Eise herausgefischt hatte, Embryonen herauspräpariert hatte, die nicht mehr von einer Bruttasche umhüllt waren. Aber hier trügt der anatomische Befund. Übereinstimmend wurden in allen meinen Körbchen während dieser Zeit, wo sich die Temperatur des Wassers unter 8° hält, keine Jungen geboren. Weiter soll hier darauf nicht eingegangen werden. Die angeführten Tatsachen zeigen, wie glücklich das Fehlen jeglicher Eisbildung auf der Elbe im Winter 1926/27 für den Ausfall meiner Ver-

suche gewesen ist, während im letzten Winter alle meine Versuche durch Eisbildung zerstört wurden.

Störende Einflüsse haben sich im allgemeinen wenig geltend gemacht. Ein Verlust von Körbchen, wie er früher im Hafengebiet öfter vorgekommen war, trat ziemlich selten ein, weil der abgeschlossene Zoltponton und der kleine Hafen der Wasserwerke dem allgemeinen Zutritt verwehrt waren. Eine größere Störung war allein verursacht durch die Krankheit und den Tod meines Bruders, der mich von Ende Juli bis Mitte August 1926 von Hamburg fernhielt, so daß in dieser Zeit keine Messung erfolgen konnte. Das Gesamtergebnis wurde aber dadurch nicht nachhaltig beeinflußt.

Die verschiedenen untersuchten Arten erwiesen sich nicht alle in gleicher Weise für Untersuchungen wie ich sie vor hatte geeignet. Die Ergebnisse können daher nicht für alle gleich sein. Immerhin ergaben alle wenigstens in bezug auf das Wachstum im allgemeinen sowie die biologischen Verhältnisse einige bemerkenswerte Resultate, die im folgenden für jede Form gesondert dargestellt werden sollen.

1. *Pisidium amnicum*. Die Versuche mit *Pisidium*, die in jedem Jahre mit einer großen Zahl von Tieren aller Größenstufen begonnen wurden, hatten leider keinen befriedigenden Erfolg. Ein großer Teil der Tiere starb meist kurz nach Versuchsbeginn ab. Junge wurden mit Ausnahme eines einzigen Falles im April 1927, wo ein Tier 18 Junge zur Welt brachte, nicht geboren, trotzdem ich stets eine größere Zahl von 5—6 mm großen Tieren in meinen Körbchen hatte. Die Zuwüchse betrugen in den beiden Versuchsreihen der beiden Jahre in den Monaten Juli bis September im Durchschnitt nur 0,5 mm. Vorher und nachher war das Wachstum fast gleich 0. Diese Zahlen geben jedoch ein zu ungünstiges Bild. Betrachtet man das Wachstum auf den einzelnen Größenstufen, so ergibt sich bei den kleinen Tieren ein sehr viel größerer Zuwuchs. Bei den Tieren der Größenstufe 3 (3,0—3,9 mm) betrug der mittlere Zuwuchs 1,0 mm, bei denen der Größenstufe 4 betrug er 0,4 mm und auf den Größenstufen 5 und 6 schließlich 0,3 und 0,1 mm. Leider sind die im Frühjahr 1927 geborenen Tiere sehr schnell abgestorben, so daß ich kein genaues Bild von dem Wachstum auf noch geringeren Stufen bekommen konnte. Nach den erhaltenen Zahlen ergibt sich aber hier ein Zuwuchs von 1—2 mm. Aber auch diese Zahlen erscheinen im Verhältnis zu den Ergebnissen bei den nahe verwandten Sphaeriiden zu gering, als daß man annehmen könnte, daß es sich dabei um ein normales Wachstum handelte. Es ließen sich allerdings verschiedene Gründe anführen, die zeigen, daß dieses Verhalten dennoch normal sein kann. Aber da es sich dabei um mehr oder weniger hypothetische Begründungen handeln würde, soll hier davon abgesehen werden, bis die Verhältnisse durch neue Untersuchungen weiter geklärt sind.

2. Dreissena polymorpha. Die Versuche mit *Dreissena* waren mit verschiedenen Schwierigkeiten verbunden, die die Ergebnisse von vorneherein etwas unsicher machten. Die Notwendigkeit, die Tiere bei jeder Messung von ihrer Unterlage loszutrennen, so daß sie sich jedesmal neu anspinnen mußten, rief eine erhebliche Störung im Leben der Tiere hervor. Dazu kam, daß bei der unregelmäßigen Gestalt dieser Art die Messungen nicht so sicher ausgeführt werden konnten. Ließen sich größere Zuwüchse auch gut feststellen, so waren bei kleineren die Fehler doch so groß, daß die Werte unbrauchbar wurden. Ich kann daher über die Zuwüchse in kürzeren Zeiten und über die Abhängigkeit des Wachstums von der Temperatur keine Angaben machen. Nur einige Zahlen über das Gesamtwachstum, worüber ich in der Literatur fast keine Angaben finden konnte, sollen hier folgen. Allerdings sind auch sie nur gering, da ich keine ganz kleinen Muscheln bekommen konnte.

Über die *Fortpflanzungsverhältnisse* konnte ich keine Beobachtungen machen, da die freischwärmenden Larven bei der angewandten Methode der Züchtung im Freien nicht zur Beobachtung kamen. Darüber finden sich aber bereits verschiedene Angaben in der Literatur. Nachdem KORSCHOLT (19 a) die Larven der *Dreissena* im Plankton entdeckt hatte, wurden von WELTNER (38), ZACHARIAS (39) und APSTEIN (1) über ihr Auftreten in den verschiedenen Jahren berichtet. Diese Mitteilungen wurden von MEISENHEIMER (25) zusammengefaßt und durch eigene Beobachtungen ergänzt. Darnach ist die Zeit von Juni bis September als die Hauptfortpflanzungszeit anzusehen. Vorher und nachher findet man die Larven nur vereinzelt. Das Maximum liegt im Juli-August. Nach APSTEIN beginnt das Laichgeschäft, wenn die Temperatur am Grunde etwa 5,5°, an der Oberfläche 16—18° beträgt. Ob dabei aber diese Zeit durch die Temperatur bestimmt wird oder durch den jeweiligen Entwicklungszustand und die Größe der Elterntiere wurde nicht untersucht. Die Schwärmzeit der Larven dauert 8 Tage.

Die Eier werden in kleinen Häufchen am Boden abgelegt. Über diesen Vorgang schreibt KORSCHOLT: „Die Muschel öffnet die Schale ein wenig und, indem sie sie rasch wieder schließt, wird ein Bällchen von Eiern ausgestoßen. Dieser Vorgang wiederholt sich mehrfach.“ Nach kurzen Mitteilungen über die Embryonalentwicklung, die später von MEISENHEIMER (26) ausführlich behandelt wird, macht KORSCHOLT dann noch einige Angaben über den Aufenthalt der frei schwärmenden Larve, das Niedersteigen zum Grunde und das Verhalten der kleinen Müschelchen, die nach WELTNER eine Größe von 0,34—0,82 mm haben. Bei WELTNER (38) findet sich neben einigen weiteren Mitteilungen über die Tiefe, in der die *Dreissenen* leben (bis zu 12 m), und die Gegenstände, an denen sich die Larven festsetzen, sowie über Wanderungen, die die Mu-

scheln ausführen, über die auch schon REICHEL¹ berichtet hat, einige Anhaltspunkte über

das Wachstum. WELTNER schreibt: „Gegen Ende des Sommers, im August und September, sieht man die Kolonien mit kleinen 5—10 mm langen Dreissenen besetzt. Man wird nun nicht fehlgehen, wenn man annimmt, daß diese jungen Muscheln einen Teil der Brut der mütterlichen Kolonie darstellen, vielleicht untermischt mit Jungen, aus benachbarten Kolonien“. Hiernach geht also das Wachstum der jungen Dreissenen so schnell vor sich, daß sie in der Zeit von etwa Ende Juni bis Ende August, also in etwa 2 Monaten, schon eine Größe von 5—10 mm erreicht haben. Weitere Literatur über das Wachstum von *Dreissena* habe ich nicht gefunden.

Die Versuche darüber wurden am 23. VI. 1926 mit 40 Tieren, die auf 7 Körbe verteilt waren, begonnen. Zuerst wurden sie in kürzeren, später in längeren Zeitabständen gemessen. Die Zuwüchse waren bei den einzelnen Tieren ungeheuer verschieden. Manche wuchsen sehr viel, andere fast gar nicht. Es war mir aber nicht möglich, festzustellen, ob es sich hierbei um äußere Einflüsse wie z. B. den Platz, den ein Tier im Körbchen einnahm, die Verletzung durch das Abschneiden, den Kraftaufwand beim Wiederanspinnen und dergleichen handelt, oder um eine natürliche Eigenschaft, etwa ein periodisches Wachstum und dergleichen. Die Tatsache, daß einige Tiere sehr stark gewachsen sind, macht es eigentlich unmöglich, anzunehmen, daß das Durchschneiden des Byssus von nachhaltiger schädigender Wirkung ist. Ebenso kann der Platz in den Körbchen nicht von großem Einfluß sein, da doch die Körbchen durch und durch von Wasser durchspült sind und die Tiere in der freien Natur ja auch in solchen Klumpen sitzen, daß einige häufig ganz verdeckt erscheinen. Ich glaube daher, daß sich die Tiere doch im großen und ganzen normal verhalten haben wie sie auch äußerlich immer den Eindruck von voller Frische hervorriefen. Mittelwerte möchte ich allerdings aus dem vorhandenen Zahlenmaterial nicht bilden, da es zu verschiedenwertig ist. Die Maximalzahlen erscheinen mir auch von viel größerer Bedeutung, weil sie zeigen, wie schnell das Wachstum vor sich gehen kann. Kleinere Werte dagegen können leicht von äußeren Umständen hervorgerufen sein, so daß man ihnen weniger Bedeutung beimessen kann.

Der größte Zuwuchs, der erreicht wurde, betrug 3,1 mm in der Zeit vom 23. VI. bis 11. XII. 1926, wobei allerdings zu bedenken ist, daß die Tiere vorher seit 21. IX. nicht gemessen waren. Die Zeit, in der dieser Zuwuchs erreicht wurde, ist daher sicher etwas kleiner anzunehmen, weil die Tiere wahrscheinlich schon gegen Mitte bis Ende November nicht mehr gewachsen sind. An diesen Maximalzuwuchs schließen sich solche

¹ Zitiert nach WELTNER.

von 3.0, 2.6, 2.4, 2.2 und 2.0 bis hinunter zu 0.1 mm an, wobei aber die Mehrzahl über 1.0 liegt. Man kann daher sagen, daß der Zuwuchs im Laufe des Sommers etwa 2.0 mm beträgt. Der tatsächliche Mittelwert ist 1.3 mm. Er ist aber durch die nicht oder kaum gewachsenen Tiere zu stark beeinflusst.

Während des Winters vom 11. XII. 1926 bis 5. V. 1927 haben sich die Maße sämtlicher Tiere so wenig verändert, daß die Unterschiede innerhalb der Fehlergrenzen liegen. Man kann daher mit Bestimmtheit sagen, daß im Winter das Wachstum gleich Null ist.

Im nächsten Jahre begann das Wachstum etwa im Mai und betrug bis zum 22. Juli, an welchem Tag ich die Tiere zuletzt messen konnte, ehe der Korb verloren ging, im Mittel 0,7 mm. Der größte Zuwuchs betrug 1,5 mm. Auch hier dürfte man die geringsten Zuwüchse zum Teil auf äußere Umstände zurückführen müssen, so daß der Mittelwert zu niedrig ist. Man wird mindestens 1 mm in dieser Zeit annehmen können.

Vergleicht man die bei *Dreissena* erhaltenen Zuwüchse mit denen der anderen Muscheln, so erscheinen sie sehr gering. Aber das wird verständlich, wenn man außer den Umständen der Züchtung berücksichtigt, daß mir nur mittelgroße und große Tiere zur Verfügung standen. Ich hatte gehofft, daß die Tiere zur Fortpflanzung kämen und sich wenigstens ein Teil der Larven an meinen Körbchen festsetzen würde, so daß ich auch das Wachstum der Jungen beobachten könnte. Das war aber leider nicht der Fall. Auch Anzeichen für das Vorhandensein einer Brunst habe ich nicht bemerkt. Nur einmal fand ich an einem Körbchen eine ganz junge *Dreissena* von etwa $\frac{1}{2}$ cm Länge, verlor sie aber durch einen unglücklichen Zufall beim Arbeiten auf dem Ponton wieder. Es ist möglich, daß dies eins der jungen Tiere war, die sich aus den Eiern meiner Tiere entwickelt haben und die nach WELTNER ja schon in 2 Monaten eine Größe von 0,5—1,0 cm erreichen können. Aber es ist unverständlich, warum dann nicht mehrere Tiere dieser Größe vorhanden waren. Immerhin bestätigt dieses Tier die Angabe WELTNERs, daß die jungen Muscheln in kurzer Zeit 0,5—1,0 cm Größe erreichen. Das Wachstum der jungen Dreissenen ist daher viel schneller als das der großen. Das mittlere Wachstum wird daher auch viel schneller verlaufen als es hier angegeben werden konnte.

3. *Anodonta complanata*. Die Versuche mit *Anodonta* hatten zunächst einige technische Schwierigkeiten. Während man bei allen anderen Formen ohne weiteres die Messungen an der breitesten Stelle der Schale vornehmen konnte, war diese bei *Anodonta* schwer zu finden. Mehrmals hintereinander ausgeführte Messungen ergaben häufig verschiedene Resultate. Erst als ich mir zwei feste Punkte auf der Schale markierte, wurden die Messungen brauchbar. Diese Punkte erhielt ich, indem ich den Schloßrand genau mit der Mitte des Wirbels so an den feststehenden

Teil der Schublehre anlegte, daß der gerade Teil des Schlosses einen rechten Winkel mit der Richtung der Schublehre bildete, und dann die Stelle, an der der bewegliche Teil der Schublehre die Schale traf, durch einen Strich mit der Mitte des Wirbels verband. Das war dadurch einfach, daß dieser Punkt bereits durch das Anlegen der Schale an den feststehenden Teil der Schublehre markiert war. Man brauchte also nur einen Strich von dem beweglichen Teil der Schublehre über die Schale hin nach dem feststehenden Teil zu ziehen. Nach verschiedenen Versuchen¹ fand ich in schwarzem Eisenlack ein Mittel, mit dem ich den Strich anbringen konnte und das so gut hielt, daß sich sogar die Muscheln eingraben konnten, ohne daß der Strich abgewischt worden wäre. Auch Nummern, mit denen ich die Tiere zur späteren Identifizierung bei den Messungen bezeichnete, blieben gut erhalten.

Die zweite Schwierigkeit war die Unterbringung im Freien. Die Körbchen aus Zelluloid, die ich für die anderen Formen verwenden konnte, waren schon für ein einziges mittelgroßes Tier zu klein, die größeren konnten etwa drei aufnehmen. Um eine genügende Zahl zugleich aussetzen und beobachten zu können, wären daher sehr viele Körbchen und sehr viel Platz nötig gewesen. Ich nahm daher schließlich eine große Holzkiste von 50 × 70 cm Grundfläche und etwa 20 cm Höhe. Die Kiste hatte einen mit Scharnieren befestigten Deckel, der ebenso wie die oberen 10 cm der Seitenwände dicht mit Löchern von $1\frac{1}{2}$ cm Durchmesser versehen war. Auf den Boden der Kiste brachte ich zum Beschweren zwei große Steine und außerdem etwa 8 cm hoch Sand, in den sich die Tiere eingraben konnten. Ich hatte die Absicht, diese Kiste an einer Stelle, die bei Ebbe trocken lief, in den Sand des Flußbodens einzugraben, so daß die Tiere wie im Boden des Flusses steckten und nur von einer Schutzwand umgeben waren, damit sie mir nicht verloren gingen. Auf diese Weise wären die Tiere unter fast natürliche Verhältnisse gekommen und doch leicht zu beobachten und zu messen gewesen².

Aber als ich eine genügende Anzahl kleinerer Tiere beisammen hatte, war der Wasserstand der Elbe so hoch, daß ein Hineinwaten und Eingraben der Kiste nicht möglich war. Da aber die Tiere möglichst schnell wieder unter natürliche Verhältnisse gebracht werden mußten, blieb mir nichts anderes übrig, als die Kiste im Wasser zu versenken. Sie wurde dann mit Hilfe einer Kette an einem Ankerring befestigt, damit sie nicht fortschwimmen konnte, und so zunächst ihrem Schicksal überlassen.

¹ Die Methoden ISELYS (17) waren mir bei Beginn meiner Versuche noch nicht bekannt, da die amerikanische Literatur durch die Kriegs- und Nachkriegsverhältnisse in unserem Institut fehlt.

² Ein ähnliches Verfahren hatte ORTON (28) bei seinen Versuchen mit *Cardium edule* angewandt. Seine Schrift erschien aber erst im August 1926, nachdem meine Versuche bereits im Gange waren.

Über die *Fortpflanzung* konnten bei dieser Methode der Züchtung im Freien, die zur Erzielung eines normalen Wachstums der Tiere unbedingt nötig war und die sich bei den anderen Formen so gut bewährt hatte, leider keine Beobachtungen gemacht werden. Einmal wurden die ausgestoßenen Glochidien durch den Wasserstrom hinweggetragen und andererseits konnten sich die eventuell in den Körbchen oder der Kiste befindlichen Glochidien nicht an Fische anheften, so daß eine Weiterentwicklung unmöglich war. Endlich wären Fische, an die sich die Glochidien meiner Versuchstiere eventuell hätten ansetzen können, der Beobachtung entzogen gewesen. Ich mußte also von vornherein darauf verzichten, wie bei den anderen untersuchten Formen auch über die *Fortpflanzung* Aufschluß zu erhalten.

Die eigenartigen Verhältnisse der Entwicklung der Glochidien in den Kiemen und das darauf folgende parasitische Stadium der Larven haben indessen das Interesse der Forscher schon früh hervorgerufen, wenn man auch den eigentlichen Zusammenhang erst verhältnismäßig spät (LEYDIG 1866) entdeckt hat. Heute können die Fortpflanzungsverhältnisse der Unioniden daher als bekannt gelten. Es mag daher genügen, den Gang unserer Kenntnisse der Najadenentwicklung, der 1909 von HARMS (13) ausführlich dargestellt worden ist, durch den Hinweis auf die Schriften von LEEUWENHOEK (21), C. E. v. BAER (2), CARUS (5), LEYDIG (24), BRAUN (4), SCHIERHOLZ (29) und SCHMIDT (30) anzudeuten. Auch über die eigentlichen biologischen Verhältnisse der Fortpflanzung sind wir bereits recht gut unterrichtet, wenn auch die Angaben darüber in der Literatur weit zerstreut sind. Mitteilungen darüber finden sich bei HAZAY (14), SCHIERHOLZ (29), LATTER (20), ORTMANN (28), CONNER (6, 7), HARMS (13), ISRAEL (18, 19), HOVARD (15) und COKER (8). Darnach tritt die Fortpflanzungstätigkeit bei *Anodonta complanata* im 4. Lebensjahre ein. Nach HAZAY soll sie an der Beweglichkeit des Ligaments zu erkennen sein. Der Übertritt der Eier in die Kiemen findet bei *Unio* zu Anfang des Frühlings (je nach der Temperatur von März—Juni), bei *Anodonta* im Juli—August statt. Die Befruchtung geschieht dadurch, daß „das brünstige Männchen das Sperma, welches flockenartig weiß aussieht und sich nicht mit dem Wasser mischt, in großen Mengen einfach in das Wasser entleert und daß dann weiter die Weibchen dieses Sperma zugleich mit dem Atemwasser in das Gehäuse einziehen“ (ISRAEL). In den Kiemen findet die Befruchtung statt. Die Zahl der Eier beträgt bei *Anodonta* nach ISRAEL 300 000—400 000 Stück, von denen natürlich nur wenige das Muschelstadium erreichen. Die Entwicklung der Eier bis zum Glochidium dauert bei *Unio* 4—6, bei *Anodonta* 8 Wochen. Auch bei *Anodonta* sind also im Oktober bereits die Glochidien fertig ausgebildet. Im Gegensatz zu *Unio*, wo sie im Juli und August bereits ausgestoßen werden, bleiben sie bei *Anodonta* über Winter in den Kiemen und verlassen

das Elterntier erst im Mai-Juni des nächsten Jahres. Auf diese Verhältnisse wurde von SCHIERHOLZ eine Einteilung in Sommer- und Winterbrüter begründet, die später von ORTMANN und CONNER in Kurz- und Langbrüter umgewandelt wurde. Erstere sind die Arten der Gattung *Unio*, letztere die Anodonten. Die Glochidien werden bei *Anodonta* in Form von langen Schleimfäden, bei *Unio* in kleinen Klumpen ausgestoßen. Die Glochidienklumpen von *Unio* werden gern von Fischen gefressen, wobei die Infektion derselben stattfindet. Indem ein Teil der Glochidien mit dem Atemwasser ausgestoßen wird, gelangen sie in die Kiemen und können sich hier festsetzen. Die Glochidienfäden der Anodonten werden weit ins Wasser ausgestoßen und sinken dann langsam zu Boden, wobei die Glochidien unter fortwährendem Auf- und Zuklappen der Schalen sich an vorübereilenden Fischen festzuhaken suchen. *Unio*-glochidien finden sich daher nur an den Kiemen der Fische, während die von *Anodonta* an verschiedenen Stellen des Fischkörpers, besonders an den Lippen, den Barteln und den Flossen zu finden sind. Die Dauer des parasitischen Stadiums ist von der Temperatur abhängig und beträgt 2—8, gewöhnlich etwa 4 Wochen.

Über das eigentliche *Wachstum* der Najaden sind die Angaben um so spärlicher. Es gibt zwar eine größere Zahl von Arbeiten, die, nach dem Titel zu urteilen, über das Wachstum der Muschelschalen handeln. Aber diese Untersuchungen beziehen sich ausschließlich auf die Struktur- und Bildungsweise der Schale, nicht aber auf das Wachstum als solches. Nur insofern das Wachstum mit der Ablagerung der Schalensubstanz verbunden ist, wird es hierbei auch berücksichtigt. Die Frage der damaligen Zeit war nur die, wie überhaupt ein solches Gebilde wie die Muschelschale zustande kommt und wachsen kann? Die Literatur darüber ist sehr groß. Sie wurde bis zum Jahre 1900 von STEMPELL (32) vollständig zusammengestellt. Damit scheint aber auch diese Frage so ziemlich erledigt, wenn auch nicht vollständig gelöst (vgl. BIEDERMANN [3] 1914) zu sein. Es folgen im neuen Jahrhundert nur noch wenige Arbeiten darüber, die aber zum Teil nur zusammenfassender Art sind, zum Teil eine ganz andere Fragestellung haben. Auch die in jüngster Zeit erschienene Arbeit ERICH SCHNEIDERS (31) „Der Baustil der Muschelschalen erklärt durch das Wachstum“ bringt, obwohl es der Titel vermuten läßt, in dieser Beziehung nichts Neues. Es handelt sich hier mehr um die Entstehung der zweiklappigen Muschelschale überhaupt als um das Wachstum derselben. Wenn nun auch das Verständnis der Struktur und Bildungsweise der Schale jeder Untersuchung über das eigentliche Wachstum zugrunde liegt, so ist es doch erstaunlich, daß das Studium des eigentlichen Wachstums der Muscheln so vernachlässigt worden ist. So viel ich feststellen konnte, ist HAZAY (14) der einzige gewesen, der schon in früheren Jahren dieser Frage systematisch nachgegangen ist.

In dem biologischen Teil seiner „Molluskenfauna von Budapest“, den er „Zur Entwicklungs- und Lebensgeschichte der Land- und Süßwasser-Mollusken“ überschreibt, gibt er je eine Zusammenstellung über das Wachstum verschiedener *Unio*- und *Anodonta*-Arten. Leider ist es schwer, sich in seinen Angaben zurechtzufinden und man weiß nicht, wie groß das Material war, auf dem sie aufgebaut sind. Auch die Methode der Messung usw. ist nicht angegeben. Immerhin haben seine Untersuchungen schon zu den wichtigsten Ergebnissen hingeführt und gezeigt, daß das Wachstum mit großer Geschwindigkeit vor sich geht, daß es in der Jugend, besonders im 1. Jahre, sehr groß ist und im Alter abnimmt. Auch die Abhängigkeit des Wachstums von äußeren Bedingungen und die Wachstumsruhe im Winter konnte er feststellen. Darauf mag es zum Teil auch zurückzuführen sein, wenn weitere Untersuchungen über diese Frage in der Folgezeit lange unterblieben. Erst etwa 30 Jahre später wurden ähnliche Versuche an den *Unio batavus* eines kleinen thüringischen Baches von ISRAEL (18) angestellt, die aber wenig Erfolg hatten. Die meisten Tiere wurden durch eine Regulierung des Flußbettes vernichtet. Neuere Versuche scheinen seitdem an Süßwassermuscheln in Europa nicht angestellt worden zu sein. Nur das Wachstum von Meeresmuscheln wurde in den letzten Jahren von ORTON (28) und FORD (9) systematisch untersucht. Wie diese Forschungen, so waren auch die Untersuchungen einiger Amerikaner (LEFEVRE und CURTIS [22], ISELY [17] und COKER [8]) über das Wachstum amerikanischer Najaden durch fischereiwirtschaftliche Interessen hervorgerufen. Aber auch bei diesen Untersuchungen sind die Ergebnisse teils durch den Verlust der Tiere, teils durch das zu geringe Material und die Art wie die Versuche durchgeführt wurden, nur gering. Nur die schönen Versuche ISELYS (17) brachten wirklich gute Resultate. Leider sind die im großen Stile begonnenen Untersuchungen noch nicht voll ausgewertet. Es wurden vielmehr nur die Zuwüchse von einigen wenigen Tieren bestimmt und mitgeteilt. Auch sind die Versuche fast nur mit mittelgroßen und großen Tieren ausgeführt, wodurch die Mittelwerte zu klein ausgefallen sind. Immerhin konnte ISELY feststellen, daß das Wachstum bei den verschiedenen Arten verschieden schnell vor sich geht, daß es in der Jugend größer ist als im Alter und daß es im Winter sehr gering, wahrscheinlich gleich Null ist. Es ergab sich aber eine sehr gute Übereinstimmung mit den Angaben HAZAYS. Da es sich jedoch bei diesen amerikanischen Untersuchungen um andere Arten handelt, erscheint es berechtigt, hier meine eigenen durch die äußeren Umstände (vgl. oben S. 72) leider ebenfalls nur geringen Ergebnisse an einer europäischen Form darzulegen.

Die für diese Versuche hergestellte Kiste wurde am 16. VI. 1926 in die Elbe versenkt. Sie war mit 53 Tieren beschickt, die wie gewöhnlich vorher gemessen waren. Leider gelang es mir wegen des hohen Wasser-

standes erst am 23. IX. 1926 die Kiste wieder herauszunehmen, nachdem sie also etwas mehr als 3 Monate im Wasser gelegen hatte. Von den 53 Tieren waren 42 abgestorben, ohne überhaupt gewachsen zu sein. Die übrigen 11 waren jedoch recht schön gewachsen und geben immerhin einen guten Anhalt über das Wachstum von *Anodonta*. In der folgenden Tabelle sind die Maße der gewachsenen Tiere vor und nach dem Versuch sowie die Zuwüchse in dieser Zeit zusammengestellt. Der mittlere Zuwuchs beträgt 7,1 mm, wobei der Zuwuchs des einen nur wenig gewachsenen Tieres, der zweifellos anormal ist, (in der Tabelle eingeklammert) nicht mitgerechnet ist. Betrachtet man die Zuwüchse auf den einzelnen Größenstufen für sich, so ergibt sich für die kleineren Tiere im

Maße und Zuwüchse von *Anodonta* innerhalb 3 Monaten (Maße in Millimeter).

Länge der Tiere		Zuwuchs in mm	Mittlerer Zuwuchs auf den beiden Größenstufen
am 16. VI. 1926	am 23. IX. 1926		
31,6	41,6	10,0	$\left. \begin{array}{l} 45,0 \\ : 5 \\ = 9,0 \end{array} \right\}$
32,0	42,6	10,0	
35,7	43,7	8,0	
[36,9]	38,2	1,3]	
37,2	44,8	7,6	
37,8	46,6	8,8	$\left. \begin{array}{l} 26,7 \\ : 5 \\ = 5,3 \end{array} \right\}$
42,4	46,0	3,6	
44,6	48,8	4,2	
45,7	55,6	9,9	
45,8	50,5	4,7	
48,1	52,4	4,3	
		Summa 71,1	
		Mittelw. 7,1	

Mittel sogar ein Zuwuchs von 9 mm, während er für die größeren nur 5,3 mm beträgt. In Übereinstimmung mit den Ergebnissen HAZAYS und ISELYS ergibt sich also, daß das Wachstum bei kleineren Anodonten größer ist als bei größeren. Bei einem anderen Versuch, der im folgenden beschrieben ist, und bei dem noch kleinere Tiere verwandt wurden, ergab sich bei manchen Tieren ein noch viel größeres Wachstum. Man kann daher sagen, daß das Wachstum bei *Anodonta* um so größer ist, je kleiner die Tiere sind und umgekehrt.

Neben diesem größeren Versuch hatte ich noch 6 Tiere in 2 größeren Zelluloidkörbchen, von denen allerdings das eine im Herbst 1926 verloren ging, in Kalte Hofe ausgehängt. Diese Tiere konnte ich regelmäßig beobachten und messen. Leider ist aber die Zahl der Tiere sehr klein, so daß den erhaltenen Mittelwerten, die in der nachstehenden Übersicht angegeben sind, keine große Allgemeingültigkeit zugesprochen

werden kann. Auch untereinander sind die Zuwüchse der einzelnen Tiere sehr verschieden. Während der eine Teil der Tiere sehr wenig gewachsen

Mittleres Wachstum von *Anodonta* in den verschiedenen Jahreszeiten.

6. Juli bis 21. Juli 1926	21. Juli bis 24. August 1926	24. August bis 21. Sept. 1926	21. Sept. bis 18. Oktober 1926	18. Oktober 1926 bis 18. März 1927	18. März bis 5. Mai 1927	5. Mai bis 3. Juni 1927	3. Juni bis 22. Juli 1927
0,85	2,4	2,63	1,66	0	0,23	1,6	5,8

ist, ist der Zuwuchs bei dem anderen sehr groß. Zunächst liegt es nahe, dies auf den Platz der Tiere in den Körbchen zurückzuführen. Aber da die Körbchen außer den kleinen mit vielen größeren Löchern versehen waren, so daß das Wasser gut zirkulieren konnte, muß die Ernährungsmöglichkeit für alle gleich gut gewesen sein. Auch andere Ursachen des verschiedenen Wachstums kann ich nicht finden. Allerdings hatten die Tiere, die in der einen Beobachtungszeit ein kleines Wachstum zeigten, öfter in der nächsten ein großes und umgekehrt. Man könnte daher an ein periodisches Wachstum denken. Aber dieses Verhalten war nicht regelmäßig und mein Material war zu klein, um darüber genauere Auskunft zu geben. Im Zusammenhang mit der von ISELY gegebenen Auffassung von der Entstehung der Zuwuchsstreifen scheint es immerhin leicht möglich, daß ein solches periodisches Wachstum stattfindet. Aber darüber müssen erst neue Untersuchungen angestellt werden. Die Verschiedenheit des Wachstums bei den einzelnen Tieren muß ich daher unberücksichtigt lassen.

Immerhin geben die in der Tabelle mitgeteilten Zahlen eine gute Vorstellung davon, wie groß das Wachstum bei *Anodonta* sein kann und lassen auch das jahreszeitliche Verhalten dieser Tiere deutlich erkennen. Allerdings sind die einzelnen Beobachtungszeiten nicht immer gleich groß. Die Zahlen können daher nicht unmittelbar miteinander verglichen werden. Aber auch wenn man die Unterschiede in den Wachstumszeiten, die ja nur gering sind, berücksichtigt, erkennt man eine deutliche Zunahme des Wachstums im Sommer 1926, dem ein Abnehmen bis zum Winter folgt. Im Winter hört das Wachstum etwa von Oktober bis März vollkommen auf, um im Frühjahr zunächst klein wieder zu beginnen und im Sommer wieder größer zu werden. Leider ging gegen Ende 1927 auch das zweite Körbchen verloren, nachdem ich die Tiere am 22. VII. zuletzt gemessen hatte. Die erhaltenen Zahlen gestatten aber, das Gesamtwachstum der Tiere in einem Jahre zu berechnen. Darnach beträgt der Zuwuchs in der Zeit vom 6. VII. 1926 bis 22. VII. 1927 also in ungefähr 1 Jahr etwa 15 mm. Diese Zahl erscheint durchaus nicht zu hoch, wenn man bedenkt, daß die Tiere zu Beginn des Versuches

noch viel kleiner waren (alle gehörten der Größenstufe 2 an) als die im oben genannten Kistenversuch. Wahrscheinlich muß sie sogar noch erhöht werden. Die Zuwüchse im Juni und Juli 1927 sind nämlich viel größer als im Juli 1926. Wenn das zum Teil auch auf die verschiedenen Temperaturen in den beiden Jahren zurückgeführt werden könnte, so ist der Unterschied doch wohl in der Hauptsache in der Störung zu sehen, die die Tiere zu Beginn des Versuches durch den Fang, das Messen und Aussetzen usw. erleiden mußten. Es ergibt sich also, daß *Anodonta* von der Mitte des einen bis zur Mitte des anderen Jahres mindestens etwa 15 mm wachsen kann. Diese Zahl stimmt sehr gut mit den Angaben HAZAYS (14) überein. Unter Zugrundelegung der Werte HAZAYS für die Größen der Tiere auf verschiedenen Altersstufen kann man nämlich annehmen, daß die von mir verwandten Tiere 2 und 3 Jahre alt waren. Diese Tiere erreichen nach HAZAY im Laufe eines Jahres einen Zuwuchs von 8—24 bzw. 25 mm. Mein Zuwuchs von 15 mm entspricht also ungefähr dem Mittelwert der HAZAYSchen Zahlen.

Über die Bildung der Zuwuchsstreifen, die nach HAZAY genau den einzelnen Jahren entsprechen, so daß sie mit Recht als Jahresringe bezeichnet werden könnten, kann ich leider keine Angaben machen, da meine Tiere sämtlich verloren gegangen sind. Aber schon ISRAEL sagt ausdrücklich, daß im Jahre mehrere solche Zuwuchsstreifen gebildet würden und daß sie keine Jahresringe darstellen. Ebenso tritt später ISELY gegen diese ältere Auffassung auf und gibt eine gute Erklärung für das Zustandekommen der Zuwuchslinien. Allerdings ist es noch nicht geklärt, warum das Zurückziehen des Mantels für längere oder kürzere Zeit, auf dem die Bildung der Zuwuchsstreifen beruht, stattfindet. Es gibt dafür verschiedene Erklärungsmöglichkeiten, die aber alle erst näher untersucht werden müssen. Wie oben schon angedeutet, kann es sich um ein periodisches Wachstum des Tieres handeln, das unabhängig von äußeren Bedingungen ist. Es kann aber auch durch äußere Bedingungen wie vor allem O₂-Mangel des umgebenden Wassers in besonders heißen Sommerzeiten hervorgerufen werden. Ich hoffe, an anderer Stelle darauf noch zurückzukommen. Vorläufig ließen sich darüber doch nur Hypothesen aufstellen.

Die Lebensdauer. Auf Grund der Zuwuchsstreifen, die HAZAY für Jahresringe hielt, berechnet er die Lebensdauer der Najaden auf 10 bis 12 Jahre, andere Autoren kommen auf Grund solcher Untersuchungen zu noch höheren Zahlen. Diese Berechnung kann natürlich nicht mehr gelten, sobald erkannt ist, daß die Zuwuchsstreifen keine Jahresringe sind. ISRAEL, der wohl zuerst gegen die Jahresringtheorie aufgetreten ist, gibt daher auch die Lebensdauer der Najaden auf etwa 5—7 Jahre an. Wie oft die Tiere in dieser Zeit trächtig werden, scheint nicht untersucht zu sein.

4. *Sphaerium rivicola*. Über die Biologie von *Sphaerium rivicola* liegen in der Literatur nur sehr wenig Angaben vor. Bei meinen Untersuchungen über die Sphaerien im Hamburger Hafen (33) konnte diese Art nicht so ausführlich untersucht werden wie *Sphaerium corneum*, die als häufigste im Mittelpunkt des Interesses stand. Die ausführlichsten Angaben über *Sphaerium rivicola* finden sich in einer Arbeit von GROENEWEGEN (12), in der er neben seinen schönen Untersuchungen über die Bruttaschen, auch einige biologische Mitteilungen macht¹. Allerdings sind diese Angaben nur an Hand von anatomischen Untersuchungen gewonnen und das Material, auf das er sich dabei stützt, ist zahlenmäßig sehr klein. Es ist daher nicht verwunderlich, wenn sich einige seiner Annahmen durch eine spezielle biologische Untersuchung als unzutreffend erwiesen haben, so vor allem die Geschwindigkeit des Wachstums und damit im Zusammenhang die Fortpflanzungsverhältnisse. Trotzdem bieten die Ausführungen GROENEWEGENS in mancher Hinsicht eine wertvolle Ergänzung und Unterstützung der hier dargelegten Untersuchungen.

Die Geburtsgröße eines *Sphaerium rivicola* beträgt nach GROENEWEGEN 4—5 mm, zuweilen aber auch bis 6 mm. Schon daraus ist ersichtlich, daß die Größe der Neugeborenen sehr verschieden ist. In meinen Versuchen, die 2 mal mit je etwa 50 Tieren begonnen wurden und bei denen mir ja alle in den Körbchen geborenen Jungen zur weiteren Untersuchung zur Verfügung standen, ergaben sich noch größere Schwankungen. Dabei ist allerdings zu bedenken, daß die Versuche nur alle 14 Tage kontrolliert wurden. Junge, die gleich nach einer Kontrolle geboren wurden, konnten also schon ein gutes Stück gewachsen sein, ehe sie bei der nächsten Kontrolle gefunden wurden. Im Sommer war dieser Zuwuchs oft ganz erstaunlich groß. So fand ich im Juli oft „Neugeborene“, die schon 7—8 mm groß waren. Nimmt man aber an, daß durchschnittlich jeden Tag Junge geboren sind, so müssen die jeweils kleinsten auch ungefähr das Maß der Neugeborenen angeben. Für den Sommer stimmt das nun sehr gut mit den Angaben GROENEWEGENS überein, indem diese Größe etwa 4—5 mm betrug. Im Herbst jedoch fand ich öfters Neugeborene von 3,0—3,8 mm Länge. Ob es sich dabei um eine regelmäßige Erscheinung oder um Frühgeburten handelt, kann ich nicht entscheiden. Die Tiere verhielten sich jedenfalls ganz normal und wuchsen trotz der schon kühlen Temperatur sehr schnell heran. Ein Tier von 3,4 mm erreichte in 14 Tagen eine Größe von 5,2 mm. Es scheint also, daß die Jungen auch bei geringerer Größe

¹ In der Arbeit von GILMOORE (11) finden sich verschiedene Angaben über die Zahl und Größe der Embryonen und dergleichen in den Kiemen von *Sphaerium simile*, die in der Größe unserer *Sph. rivicola* etwa entspricht. Da es sich aber um eine bei uns nicht vorkommende Art handelt, kann sie hier nicht berücksichtigt werden.

geboren werden können und voll lebensfähig sind. Ob sie im Herbst überhaupt bei geringerer Größe geboren werden muß weiteren Untersuchungen überlassen bleiben. Es scheint aber nach den Untersuchungen GROENEWEGENS nicht unwahrscheinlich, da auch er gerade im Herbst zweimal freie Embryonen von geringerer Größe als 4 mm in den Kiemen fand.

Das *Wachstum*. Wie die beistehende Tabelle zeigt, ist das Wachstum in hohem Maße von der Temperatur abhängig. Im Sommer ist es sehr groß und nimmt nach dem Herbst hin ab, um im Winter, wie ich noch zeigen werde, ganz eingestellt zu werden. Die im Sommer geborenen Jungen

Abhängigkeit des Wachstums von *Sphaerium rivicola* von der Temperatur.

Datum	22. VI.—14. VII.	14. VII.—20. VIII.	20. VIII.—16. IX.	16. IX.—14. X.	14. X.—12. XI.
Mittlere Temper. }	19,3°	20,1°	18,2°	14,3°	7,87°
Mittlerer Zuwuchs in mm }	2,3	3,3	1,3	0,5	0,0

wuchsen in meinen Versuchen so schnell heran, daß sie im Herbst schon eine Größe von 13—14 mm erreicht hatten, bei der sie selbst schon Junge zur Welt brachten. In der folgenden Tabelle sind die mittleren Längen der Tiere zusammengestellt, die sie von Sommer bis Herbst 1926 in den einzelnen Beobachtungszeiten erreicht haben. Die Tiere sind also in dieser

Mittlere Länge der Tiere bei den einzelnen Messungen im Sommer und Herbst 1926.

Datum	22. VI.	14. VII.	20. VIII.	16. IX.	14. X.	12. XI.
Mittlere Länge }	5,7	8,0	11,3	12,6	13,1	13,1

kurzen Zeit um mehr als das Doppelte ihrer Länge gewachsen. Auf dieser Größe verharren sie dann über Winter und wuchsen im nächsten Sommer bis zu einer Länge von 15—16 mm und im übernächsten würden sie dann bis zu Größen von 18—19 mm vorgeschritten sein. Leider konnte ich das nicht mehr beobachten, da im Herbst 1927 die Versuche durch das plötzlich auftretende Eis zum Teil zerstört wurden, zum Teil abgebrochen werden mußten. Die im Sommer 1926 bei Beginn der Versuche verwandten großen Tiere zeigen aber, daß das Wachstum in dieser Weise verläuft. Bis zu dieser Größe brauchen die Tiere also etwa 2 Jahre. Das Wachstum von *Sphaerium rivicola* verläuft darnach bis zum Eintritt der gebärfähigen Größe äußerst rasch, um dann allmählich langsamer zu werden.

Noch deutlicher wird das, wenn man das Wachstum auf den einzelnen Größenstufen für sich betrachtet. In der beistehenden Übersicht habe ich die Zuwüchse verschieden großer Tiere in einer bestimmten gleichen Zeit, also unter gleichen äußeren Bedingungen zusammengestellt (3. IX. bis 16. IX. 1926). Man sieht, daß das Wachstum um so größer ist, je kleiner die Tiere sind und umgekehrt.

Daher ist es auch schwer, ohne weitgehende Untersuchungen eines großen Materials auf jeder Größenstufe Genaueres über das Wachstum im ganzen zu sagen. Erst durch Ausschaltung solcher Einflüsse wie die der Größenunterschiede wird man eine genaue Feststellung

Größe der Tiere mm	Zuwuchs vom 3. IX. bis 16. IX. 1926	
	mm	%
12	0,5	4
8	2,0	25
3	3,0	100

über die Abhängigkeit von äußeren Einflüssen usw. machen können. Die obigen Angaben über die Abhängigkeit des Wachstums von der Temperatur bedürfen daher noch einiger Korrekturen, die ich nach der Bearbeitung des Materials der Versuche über das Abwechseln der Schalendimensionen ausführen zu können hoffe.

Ähnlich liegen die Verhältnisse mit dem Wachstum in den einzelnen Dimensionen. Aber auch hier läßt sich schon jetzt übersehen, daß die Dicke der Tiere ebenso wie ich es bei *Sphaerium corneum* beobachten konnte (35), mit dem Größerwerden stärker wächst als die anderen Dimensionen. Für den Vergleich der verschiedenen Arten genügt es indessen, diese Übereinstimmung festzustellen. Auch GROENEWEGEN hat schon auf diese Verhältnisse hingewiesen, wenn er ihnen auch geringere Bedeutung beizumessen scheint. Er weist aber ebenfalls darauf hin, daß dies wohl im Zusammenhang stehe mit dem Austragen der Embryonen in den Kiemen, wie ich es für *Sphaerium corneum* nachweisen konnte.

Endlich ist noch das Verhalten des Wachstums während des Winters zu erwähnen. Die Abhängigkeit des Wachstums von der Temperatur ließ vermuten, daß im Winter das Wachstum, wenn nicht ganz eingestellt, so doch sehr beschränkt ist. Bei meinen Versuchen mit *Sphaerium corneum* war es mir jedoch nicht möglich gewesen, das exakt nachzuweisen, da mir die Versuche immer durch Eis zerstört wurden. Ich stellte daher nunmehr besondere Winterversuche an, die mir sowohl über das Wachstum wie über die Fortpflanzungstätigkeit während des Winters Aufschluß geben sollten. Zu diesem Zwecke wurden Tiere der verschiedensten Generationen, die ich inzwischen erhalten hatte, auf verschiedene Körbchen verteilt und zur Überwinterung an drei Stellen untergebracht, wo sie der Einwirkung des Eises so gut wie möglich entzogen waren. Ein Teil wurde bei Niedrigwasser in den Flußboden eingegraben. Die Körbchen wurden alle auf einen Draht aufgezogen, der mit seinen beiden Enden an der Holzverschalung des Hafens befestigt wurde. In der Mitte,

wo die Körbchen waren, wurde er in den Boden eingegraben, so daß die Körbchen zur Hälfte im Boden steckten, zur Hälfte ins freie Wasser herausragten. In die Körbchen selbst hatte ich bis zu der Tiefe, bis zu der sie im Boden staken, Sand gefüllt, daß sich die Tiere bei größerer Kälte und wenn vielleicht das Eis bis zum Grunde gehen sollte, eingraben könnten. Eine zweite Serie wurde an etwa 4 m langen Drähten an einer Brücke, die zu dem Ponton hinführt, befestigt, so daß sie fast auf dem Boden des Hafens lagen. Ich hoffte, daß sie in dieser Tiefe dem Einfluß des Eises entzogen wären und, wenn sie das Steigen und Fallen des Pontons bei Ebbe und Flut nicht mitzumachen brauchten, hier bei Eis weniger gefährdet wären als am Ponton, wo sie nur 1 m unter der Oberfläche hingen. Diese Serie konnte bei niedrigem Wasserstand kontrolliert werden. Die dritte Serie wurde in gewöhnlicher Weise an dem Ponton aufgehängt. Sie sollte vor allen Dingen dazu dienen, die Lebensäußerungen der Tiere während des Winters so lange wie möglich, selbst auf die Gefahr ihres gänzlichen Verlustes hin, zu kontrollieren. Es war ja möglich, daß das Wachstum schon bei Temperaturen aufhörte, bei denen noch kein Eis gebildet wird. Die beiden anderen Serien aber sollten vor allen Dingen meinen Tierbestand über Winter erhalten. Auch dann konnten sie, wenn es möglich war, sie früh genug zu heben, wertvolle Aufschlüsse über das Verhalten während des Winters geben und den eventuell eingetretenen Verlust der dritten Serie ausgleichen.

Alle diese Vorsichtsmaßregeln erwiesen sich nun im Verlaufe des Winters 1926/27 als unnötig, da es in diesem Winter nicht zu einer Eisbildung auf der Elbe kam. Abgesehen von einigen Verlusten durch Absterben, konnte ich daher alle meine Tiere über Winter weiterzüchten. In der beistehenden Tabelle sind die Ergebnisse der Winterversuche mit der 3. Serie zusammengestellt, wobei zu bemerken ist, daß die beiden letzten Spalten keine Rubrik für Junge enthalten, weil die Tiere noch zu klein sind, um Junge gebären zu können. Aus der Tabelle ist zu ersehen, daß die Tiere von Ende November bis Mitte April keinen Zuwuchs aufweisen. Auch Junge sind in dieser Zeit so gut wie gar nicht geboren, worauf ich weiter unten zurückkommen werde. Die Aufhebung der Serien am Ponton und auf dem Grunde des Hafens, die am 5. V. 1927 erfolgte, brachte dieselben Ergebnisse. Überall waren die Tiere nur ganz verschwindend gewachsen. In Analogie mit den Tieren am Ponton kann man annehmen, daß diese Zuwüchse erst im Beginn des Frühlings entstanden sind. Es ergibt sich also, daß *Sphaerium rivicola* während des ganzen Winters in einer Zeit von etwa 4 Monaten nicht wächst.

Versucht man nun, die Grenzen des Wachstums dieser Tiere genauer zu bestimmen, so liegt es nahe, die Temperaturverhältnisse in den Zeiten des Aufhörens und des Wiederbeginns des Wachstums zu untersuchen. Da nämlich die Größe des Wachstums im Freien in der Hauptsache durch

Übersicht über die Winterversuche mit *Sphaerium rivicola* 1926/27.

0 = kein Zuwuchs seit der letzten Messung, — = nicht gemessen, + = geringe Zuwüchse einzelner Tiere oder in einzelnen Dimensionen.

Korb Nr.:	10		37		12		14		37 (Jung.)	9
Mittl. Größe	17,2		13,6		13,5		13,8		5,2	5,9
Generation	Ausgangsgeneration		Ausgangsgeneration		I. Nachkommen- generation		I. Nachkommen- generation		I. Nachkommen- generation	
Datum der Kontrolle	Zu- wuchs	Zahl der Jungen	Zu- wuchs	Zahl der Jungen	Zu- wuchs	Zahl der Jungen	Zu- wuchs	Zahl der Jungen	Zu- wuchs	Zu- wuchs
1926										
22. XI.		0		6		1		4		
9. XII.	0	0	0	6	0	1	—	—	0	0
22. XII.	0	0	0	7	0	1	—	—	0	0
1927										
20. I.	0	0	0	7	0	1	0	4	0	0
17. II.	0	0	0	7	0	2	—	—	0	0
17. III.	0	0	0	7	0	2	0	4	0	0
31. III.	0		0	10	+	3	—	—	+	—
13. IV.	+	4	+	12	+	10	—	—	+	—
28. IV.	+	11	+	17	+	11	—	—	+	—
4. V.	—	—	—	—	—	—	+	22	+	—

die Temperatur bestimmt ist, so ist es wahrscheinlich, daß das Aufhören des Wachstums im Herbst und der Beginn im Frühjahr von einer bestimmten Temperatur abhängig ist. Die Bestimmung dieser Temperatur ist jedoch nicht ohne weiteres möglich, da die Abnahme derselben im Herbst unter großen Schwankungen vor sich geht. Meine Beobachtungszeiten schließen daher häufig steigende und fallende Temperaturen ein. So konnte es vorkommen, daß meine Versuche noch Zuwüchse ergaben, trotzdem das Wasser schon Kältegrade erreicht hatte, bei denen sonst kein Wachstum stattfindet. Dazu kommt, daß auch die einzelnen Tiere bei gleichen Temperaturen ein verschiedenes Wachstum zeigen. Bei kleineren Tieren konnte daher noch ein Zuwuchs festzustellen sein, wenn es bei größeren schon nicht mehr der Fall war. Auch in den einzelnen Dimensionen scheint das Wachstum bei niedrigen Temperaturen verschieden schnell einzutreten. Wie bei *Sphaerium corneum* konnte ich nämlich auch bei dieser Art im Winter ein größeres Dickenwachstum feststellen, worüber jedoch noch ein größeres Zahlenmaterial durchgerechnet werden muß. Alle diese Umstände machen es aber schwer, eine genaue Temperatur für das Beginnen und Aufhören des Wachstums anzugeben. Da aber überhaupt für unsere Meßapparate ganz kleine Zuwüchse unerfaßbar bleiben, so kommt es auf eine so genaue Temperatur auch gar nicht an. Zudem wird der Eintritt einer bestimmten Wärme

des Wassers nicht sofort einen bestimmten Zuwuchs hervorrufen. Vielmehr wird es auch darauf ankommen, wie lange eine solche Temperatur vorherrscht und erst dann, wenn die täglichen Schwankungen ein Maß erreicht haben, das über der Mindesttemperatur liegt, wird das Wachstum einsetzen. Im Freien wie überhaupt für biologische Verhältnisse kommt es ja nicht auf so genaue Temperaturen an wie im physikalischen Experiment. Bedenkt man das alles, so können die erreichten Ergebnisse vollkommen befriedigen. Darnach können wir feststellen, daß die Tiere bei 10—11° noch und daß sie bei 6—7° bestimmt nicht mehr wachsen. Als Mindesttemperatur, bei der das Wachstum von *Sphaerium rivicola* beginnt, kann daher eine Temperatur von etwa 8° angenommen werden.

Mit dem Eintritt dieser Temperatur beginnt auch nach der Winterpause das Wachstum von neuem. Meine Versuche ergeben in dem neuen Jahre im allgemeinen die gleichen Resultate wie im vergangenen, nur ist das Wachstum nicht ganz so groß wie im ersten Jahre. Es ist dies auf die längeren Hitzeperioden zurückzuführen, wodurch die Wasserverhältnisse an der Versuchsstelle schlecht wurden, besonders da auch lang andauernder Ostwind einen sehr niedrigen Wasserstand hervorrief. Auf dieselben Ursachen ist auch das Absterben von vielen Tieren zurückzuführen. Die Unterschiede in den Zuwüchsen der beiden Jahre sind aber gering. Sie lassen erkennen, daß das Wachstum in den verschiedenen Jahren je nach den Witterungsverhältnissen verschieden ist. Warmes Wetter ist für das Wachstum der Tiere am günstigsten, während größere Hitze ebenso verzögernd einwirkt wie größere Kälte.

Die Tiere der Ausgangsgeneration, die ja von Anfang an bereits ziemlich groß waren, sind im neuen Jahre fast gar nicht mehr gewachsen. Sie starben größtenteils bis zur Mitte des Jahres ab, nur eins hielt sich bis zum Herbst.

Die Tiere der ersten Nachkommengeneration, welche im Herbst 1926 und im Frühjahr 1927 geboren sind, erreichten Größen bis zu 15 mm. Später geborene Junge dieser Generation wuchsen entsprechend weniger.

Ebenso ist es mit den Tieren der 2. Nachkommengeneration, von denen ja auch die ersten schon im Herbst 1926 geboren waren. Diese erreichten Größen bis zu 12—15 mm. Es tritt hier eine Erscheinung ein, die schon ISELY bei den amerikanischen Najaden hervorgehoben hat: Die Tiere der späteren Generationen bzw. die später geborenen Tiere ein und derselben Generation holen die früher geborenen Tiere zum Teil in der Größe ein. Das ist leicht verständlich, wenn man das verschiedene Wachstum auf den einzelnen Größenstufen berücksichtigt. Im Herbst des einen Jahres geborene Tiere haben zu Beginn des Sommers schon eine Größe erreicht, auf der das Wachstum merklich verringert ist. Die im Frühling und Anfang Sommer geborenen Jungen wachsen bei den hohen

Temperaturen dieser Jahreszeiten besonders schnell heran und erreichen so noch die gleichen Größen wie die älteren Tiere. Aus einer im Freien gefischten Serie von Tieren wird man daher nicht die verschiedenen Generationen nach der Größe der Tiere bestimmen können.

Auch das Alter der so gefundenen Tiere läßt sich nicht mit Sicherheit feststellen. Nur bei ganz kleinen etwa bis 9 mm großen Tieren kann man im Sommer und Herbst sagen, daß sie in demselben Jahre geboren sind, im Frühling dagegen können sie sowohl vorjährig sein als auch erst neugeboren. Ähnlich ist es bei den größten Tieren. Sie sind meistens als vorjährig, zuweilen auch als vorvorjährig anzusehen. Die mittelgroßen Tiere können sowohl vorjährig als diesjährig sein.

Die Lebensdauer. Das Alter, welches ein einzelnes Tier im Laufe seines Lebens erreicht, ließ sich dagegen aus meinen Versuchen bestimmen. Allerdings konnte ich keine Tiere von der Geburt bis zu der Maximalgröße der Art beobachten. Aber aus dem Wachstum der jungen Tiere und dem Zeitpunkt des Absterbens der großen Tiere der Ausgangsgeneration läßt sich berechnen, wann die Tiere der Ausgangsgeneration geboren sind. Die in meinen Körbchen im Sommer 1926 geborenen Jungen erreichten bis zum Sommer des nächsten Jahres die Größen, die die Tiere der Ausgangsgeneration bei Beginn der Versuche hatten. Es ist daher anzunehmen, daß diese damals etwa ein Jahr alt waren. Viele von ihnen starben dann im Laufe des Herbstes und vor allem im Frühling und Sommer 1927 ab. Nur eins lebte bis zum Herbst 1927. Daraus ergibt sich also eine mittlere Lebensdauer von etwa 2 Jahren.

Die in der Literatur angegebene Maximalgröße der Art wurde allerdings in meinen Versuchen von keinem Tier erreicht. Größere Tiere als solche von 18—19 mm habe ich aber auch in der freien Elbe nie gefunden, und auch in den Tabellen GROENEWEGENS sind die größten Tiere sehr selten. Es scheint daher, daß auch in der freien Natur so große Tiere nur selten vorkommen. Wie in meinen Versuchen sterben die Tiere auch hier wahrscheinlich meist vor Erreichen der Maximalgröße ab. Die mittlere Lebensdauer wird daher auch in der Natur nicht länger sein als sie durch die Versuche festgestellt wurde. Nur bei einigen wenigen Tieren, die besonders groß werden, dürfte sie etwas länger sein.

Diese Beobachtungen passen nun sehr gut zu der Angabe GROENEWEGENS, daß sich das Maximum der Embryonen bei einer Größe von 15—16 mm befindet. Bis zu dieser Größe wuchsen die Tiere, wie wir sahen, sehr schnell heran. Die Zahl der Embryonen nimmt dabei dauernd zu, trotzdem ab und zu einige geboren werden. Bei 15—16 mm ist dann das Tier auf der Höhe seines Lebens angekommen, das Wachstum wird geringer, die Fortpflanzungstätigkeit hat ihr Maximum erreicht und beginnt ebenfalls abzunehmen. Gleichzeitig beginnt allmählich das Absterben der Tiere, so daß nur wenige die Maximalgröße der Art erreichen.

Die Generationenfolge. Aus den erhaltenen Zahlen über das Wachstum läßt sich berechnen, wie viele Generationen im Jahre einander ablösen. Man muß dabei berücksichtigen, daß die einzelnen Generationen sich sehr weit überschneiden. Die zuletzt geborenen Tiere der einen Generation werden erst geboren, wenn die ersten schon selbst wieder Junge haben, wenn also schon wieder eine neue Generation begonnen hat. In meinen Versuchen wurden die ersten Jungen im Sommer 1926 geboren und brachten im Herbst schon selbst Junge zur Welt. Das wären also 2 und mit Einschluß der Ausgangsgeneration 3 Generationen im Jahre. Nimmt man dazu an, daß im Frühjahr und Sommer 1926 erst die letzten der Elterntiere meiner Ausgangsgeneration abgestorben sind, was nach den erhaltenen Zahlen wahrscheinlich ist, so gäbe das eine 4. Generation für das eine Jahr. Diese letzte Generation war aber bereits zum größten Teil tot, ebenso wie die erste, die Jungen der im Sommer 1926 geborenen, erst gerade angefangen hatte. Da nun die Tiere der Ausgangsgeneration bei Beginn der Versuche schon ziemlich groß waren, sind die im Herbst geborenen Jungen schon zu den letzten Nachkommen derselben zu rechnen. Nur die im Sommer geborenen, die auch die größte Zahl ausmachen, sind daher als der Stamm der im Jahre 1926 entstandenen Generation anzusehen. Sie wuchsen bis zum Herbst heran, brachten einige Junge zur Welt und wuchsen im nächsten Jahre weiter, wo sie ihrerseits den Hauptteil ihrer Jungen zur Welt brachten. Diese sind also der Hauptteil der im Jahre 1927 entstandenen Generation. Nach ihnen, im Herbst und im Frühjahr 1928, wo die Tiere nicht mehr beobachtet wurden, wäre nur noch der Rest zur Welt gekommen. Wenn demnach also die Zeit, in der eine Generation geboren wird, sehr lang ist, so liegt der Hauptteil doch in einem viel geringeren Zeitabschnitt. Dieser kennzeichnet das mittlere Verhalten der Generation. Eine solche Hauptzeit ergab sich für die Tiere der Ausgangsgeneration im Sommer 1926, für die damals geborenen Tiere im Sommer 1927. Wir erkennen also, daß jedes Jahr eine neue Generation entsteht.

Die Generationsdauer. Viel größer als die Zeit, in der die einzelnen Generationen einander ablösen, ist die Zeit, über die sich eine einzelne Generation erstreckt. Nimmt man wieder unsere 1. Nachkommen-generation zum Ausgang, so ergibt sich aus den Beobachtungen während der Versuchszeit, daß die ersten Tiere dieser Generation bereits im Herbst 1925 geboren sind. Der Anfang derselben ist also in diese Zeit zu setzen. Die letzten Tiere wurden im Sommer 1927 geboren. Ihr Tod, mit dem diese Generation erst ihren Abschluß findet, ist aber erst in 2 Jahren zu erwarten. Diese Generation würde also erst im Jahre 1929 wieder verschwunden sein. Es ergibt sich also für die Dauer einer Generation eine Zeit von etwa 4 Jahren.

Die Fortpflanzung. Wie bei den übrigen Cycladiden gelangen auch

bei *Sphaerium rivicola* die Eier in die Kiemen und entwickeln sich hier bis zur ausgebildeten Muschel. Die hierbei stattfindenden Vorgänge sind in jüngster Zeit von GROENEWEGEN in eingehender Weise untersucht und dargestellt worden. In biologischer Hinsicht bedürfen seine Angaben jedoch noch wesentlicher Ergänzungen und zum Teil Korrekturen. Die Schlüsse, die er aus seinen rein anatomischen Befunden in dieser Hinsicht zog, konnten, wie zu erwarten war, nicht immer zutreffen. Schon das viel schnellere Wachstum, das GROENEWEGEN nicht vorausgesetzt hatte, bringt ganz andere Verhältnisse mit sich als er sie annahm.

Die gebärfähige Größe. Durch das schnelle Wachstum erreichten die im Juni geborenen Tiere schon Anfang Oktober eine Größe, bei der sie selbst schon wieder die ersten Jungen zur Welt brachten. Die größten Tiere dieses Versuches, die wahrscheinlich diese Jungen geboren haben, waren 13—14 mm lang. Daraus ergäbe sich als gebärfähige Größe eine Länge von 13—14 mm. Im Verlauf meiner weiteren Versuche zeigte es sich jedoch, daß diese Größe nicht konstant ist, sondern in ziemlich weiten Grenzen schwankt. Das kleinste Tier, das ein Junges geboren hat, war 11,6 mm lang. Meistens waren jedoch die Tiere schon größer, wenn sie zum ersten Male Junge zur Welt brachten. Als mittlere gebärfähige Größe kann man daher 12—13 mm annehmen.

Eine Erklärung der Schwankungen dieser Größe ergibt sich, wenn man annimmt, daß das Wachstum der Embryonen in den Kiemen ebenso von der Temperatur abhängig ist wie das der Elterntiere. Die Embryonen müßten dann im Sommer schneller heranwachsen als im Herbst und Frühjahr. Im Sommer hätten sie dann ihre volle Ausbildung erreicht und könnten geboren werden, wenn die Elterntiere erst eine geringe Größe erreicht haben. Im Herbst, wenn das Wachstum der Embryonen langsamer ist, würde das Elterntier bei der Geburt des ersten Jungen schon eine größere Länge erreicht haben. Das scheint nun zunächst nicht der Fall, da die Embryonen, wie GROENEWEGEN gezeigt hat, von den Elterntieren ernährt werden und daher in ihrer Entwicklung von den äußeren Verhältnissen unabhängig sein könnten. Verschiedene Tatsachen sprechen jedoch dafür, daß die Entwicklung im Sommer schneller verläuft als im Herbst und Frühjahr und daß sie im Winter ganz aufhört. Zunächst fand die Geburt eines Jungen bei dem oben erwähnten Tier von 11,6 mm Länge im August statt, während die ersten Geburten bei den 13—14 mm langen Tieren im Oktober beobachtet wurden. Ferner konnte ich, wie weiter unten noch darzulegen sein wird, feststellen, daß im Winter gar keine Jungen geboren werden. Das könnte aber nicht sein, wenn die Entwicklung der Embryonen im Winter ruhig weiterginge. Wie GROENEWEGEN feststellen konnte und wie auch ich es für *Sphaerium corneum* beobachtet habe, findet sich das ganze Jahr hindurch eine große Zahl von Embryonen in den Kiemen der erwachsenen Tiere. Bei gleichmäßiger

Entwicklung müßten daher auch im Winter Junge geboren werden. GROENEWEGEN, der im November die größte Zahl freier Embryonen in den Kiemen fand, nimmt das daher auch an. Aber gerade diese Beobachtung GROENEWEGENS, in Verbindung mit meiner Feststellung, daß im Winter keine Jungen geboren werden, läßt erkennen, daß auch das Wachstum der Embryonen im Winter aufhört. Die Beobachtung GROENEWEGENS ist vielmehr so zu erklären, daß das Wachstum der Embryonen gegen den Winter hin ebenfalls immer langsamer wird, so daß sich die einzelnen Tiere viel länger auf jedem einzelnen Stadium der Entwicklung befinden als im Sommer. Die Wahrscheinlichkeit, daß man ein bestimmtes Stadium antrifft, ist daher im Winter viel größer als im Sommer, wo alle Stadien sehr schnell durchlaufen werden. Besonders das des freien Embryos wird naturgemäß ein kurzes sein, so daß es verständlich wird, wenn es im Sommer seltener angetroffen wird als im Winter.

Die verschiedene Größe der Tiere beim erstmaligen Gebären von Jungen erklärt sich also aus der Tatsache, daß die Entwicklung der Embryonen in den Kiemen von den äußeren jahreszeitlichen Umständen abhängig ist. Man kann somit sagen, die gebärfähige Größe hängt von der Jahreszeit ab; im Mittel beträgt sie 12—13 mm.

Die Incubationszeit. Zugleich ist damit die Frage beantwortet, wieviel Zeit der Embryo braucht, bevor er die Kiemen verlassen kann. GROENEWEGEN meint mindestens ein Jahr annehmen zu müssen. Wie wir sahen, ist diese Dauer je nach der Jahreszeit verschieden und hängt wohl ebenfalls in erster Linie von der Temperatur ab. Ein Jahr beträgt sie aber sicher nicht. Nimmt man an, daß die Jungen mit 6 mm Länge geschlechtsreif werden, bei welcher Größe GROENEWEGEN reife Eier und Samen beobachten konnte, so haben meine im Herbst 1926 geborenen Jungen etwa $3\frac{1}{2}$ Monate zur Entwicklung gebraucht. Diese Zahl wird man etwa auch als mittlere Zeit der Entwicklung in den Kiemen annehmen können. Im Sommer wird sie schneller, im Winter aber langsamer verlaufen.

Diese Beobachtung über den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung der Embryonen ist besonders bemerkenswert, weil wir hier eine Entwicklung im Innern des Muttertieres haben, die im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Säugetieren, vollkommen von den Außenverhältnissen des Mediums abhängig ist. Wir finden hier also trotz des Austragens der Embryonen in den Kiemen Verhältnisse vor, wie wir sie von den meisten niederen Tiere kennen, deren Eier sich unabhängig vom Muttertier entwickeln.

Hierin scheint mir ein neuer Gesichtspunkt gewonnen für die Frage, die von GROENEWEGEN ausführlich diskutiert wird, ob die Entwicklung der Sphaerien in den Bruttaschen des Elterntieres als *Parasitismus* oder

Brutpflege zu bezeichnen ist? GROENEWEGEN hat die Frage offen gelassen und die eine oder andere Auffassung für Geschmackssache erklärt. Mir scheint, daß die Beobachtung über den Einfluß der Außenverhältnisse auf die Entwicklung der Embryonen (im Zusammenhang mit der von GROENEWEGEN erörterten grundlegenden Übereinstimmung bei Parasit und Wirtstier) doch die weitgehende Unabhängigkeit der Embryonen von dem Elterntier erkennen läßt. Man wird das Verhältnis beider zueinander daher als Parasitismus bezeichnen müssen. Eine andere Frage aber ist, ob nicht trotzdem eine Brutpflege stattfindet? Diese Frage muß unbedingt bejaht werden, da durch die Austragung der Embryonen in den Kiemen des Elterntieres den jungen Tieren wie auch der Art ein weitgehender Schutz gewährt wird. Die hierfür in Betracht kommenden Tatsachen hat ebenfalls GROENEWEGEN ausführlich besprochen. Die Gegenüberstellung aber, ob es sich bei der Entwicklung der Jungen in den Kiemen um Brutpflege oder Parasitismus handelt, kann deshalb zu keiner endgültigen Entscheidung gebracht werden, weil diese beiden Begriffe gar keinen absoluten Gegensatz bilden und sich gegenseitig nicht ausschließen, wie auch aus den Ausführungen GROENEWEGENS zu erkennen ist. Man kann daher sagen, daß die Entwicklung der Jungen mit Brutpflege verbunden ist, wobei die Jungen sich zu den Eltern verhalten wie Parasit zum Wirtstier.

Über die *Aufeinanderfolge der Geburten* kann ich keine genaueren Angaben machen, da die hierzu angestellten Versuche fehlschlagen. Ich konnte aber feststellen, daß meistens 2—4 Junge zugleich in einer ganz kurzen Zeit geboren werden, worauf dann eine Pause eintritt. Allerdings wurde diese Beobachtung an sehr großen Tieren gemacht. Ob das auch bei kleineren der Fall ist, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen. Die Verhältnisse bei den weiter unten beschriebenen Arten machen es aber wahrscheinlich, daß es sich immer so verhält.

Über die *Fortpflanzungstätigkeit im Winter* geben die oben S. 82 beschriebenen Winterversuche Aufschluß. Die Ergebnisse sind ebenfalls in der Tabelle S. 83 zusammengestellt. Von Ende November bis Ende März wurden keine Jungen geboren. Erst von Ende März an sehen wir in 2 Körben eine erst langsame, dann schnellere Zunahme der Jungen. Eine Ausnahme hiervon finden wir im Dezember in Korb 37 und im Februar in Korb 12. Aber nach diesen beiden Geburten bleibt in beiden Körben die Zahl wieder konstant. Wenn man nun bedenkt, daß in jedem Körbchen eine größere Zahl von Tieren vorhanden war, von denen also nur 2 je einmal ein Junges geboren haben, so wird man nicht zweifeln, daß es sich dabei um eine Ausnahme handelt. Andererseits sind diese beiden Ausnahmen insofern wiederum bemerkenswert, weil sie zeigen, daß die Fortpflanzungstätigkeit nicht unter allen Umständen aufhört. Vielmehr sehen wir, daß in seltenen Fällen auch im Winter Junge geboren werden

können. Bedenkt man, daß immer eine große Zahl von Embryonen in den Kiemen vorhanden ist, und daß die Entwicklung derselben nur durch die kalte Wintertemperatur herabgesetzt ist, so wird das leicht verständlich. Embryonen, die bei Eintritt der kalten Temperatur kurz vor dem Verlassen der Elterntiere standen, können noch langsam ihre vollständige Ausbildung erreichen und geboren werden. Die beiden Ausnahmen lassen also erkennen, daß die Weiterentwicklung der Embryonen im Winter nicht vollkommen unterbunden, sondern nur auf ein Minimum beschränkt ist. Berücksichtigt man allerdings, daß der Winter 1926/27 sehr mild war, so wird es wahrscheinlich, daß die Fortpflanzungstätigkeit in kalten Wintern ganz aufhört.

Die Zahl der Nachkommen zu bestimmen, bot einige Schwierigkeiten, da ich trotz der zweijährigen Untersuchungszeit keine Tiere von der Geburt bis zur Maximalgröße aufziehen konnte. Jedoch boten mir die 2 Serien der zuerst ausgesetzten Tiere, die schon größer waren, sowie die ersten Jungen dieser, die im Laufe des Jahres 1927 die Größe der Ausgangstiere erreichten, verschiedene Reihen von Tieren, die sich zueinander ergänzten. Jede dieser Reihen gewährt einen Einblick in die Zahl der Jungen, die auf der betreffenden Größenstufe pro Tier geboren werden. Sie alle zusammen geben also die mittlere Zahl der Jungen pro Tier im ganzen Verlauf des Lebens. Es ergaben sich auf der kleinsten Stufe 3, auf der folgenden 4 und auf der größten 9. Im ganzen ergibt sich also pro Tier eine Nachkommenschaft von 16 Jungen. Diese Zahl ist natürlich nur in gewissen Grenzen zuverlässig. Aber ein Vergleich mit den Ergebnissen der Embryonenzählung GROENEWEGENS läßt doch erkennen, daß sie nicht weit vom eigentlichen Wert entfernt sein kann. Berechnet man aus GROENEWEGENS Tabellen den Mittelwert der Embryonenzahl, so ergibt sich die Zahl 12,8. Nun ist aber klar, daß eine Embryonenzählung nicht alle Tiere erfassen kann. Bei den kleinsten Tieren können noch einige fehlen, bei den größten sind schon eine Reihe geboren. Der tatsächliche Wert muß also höher liegen. Andererseits sagt schon GROENEWEGEN, daß wahrscheinlich die kleinsten Embryonen so lange im Wachstum zurückbleiben, bis die größeren das Elterntier verlassen haben. Zu den von GROENEWEGEN angegebenen Zahlen der Embryonen kann also nicht mehr viel hinzukommen, da es bei allen längere Zeit dauern wird, bis die kleinsten Embryonen, die ja alle mitgezählt sind, und die sogar immer die Mehrzahl ausmachen, geboren sind. Die Zahl von 16 Jungen pro Tier erhält durch diese Überlegungen also eine gute Stütze. Wir können also sagen, daß die Fortpflanzungsziffer im Durchschnitt etwa 16 beträgt.

Aus den dargestellten Untersuchungen ergibt sich folgendes Bild der Lebensweise von *Sphaerium rivicola*: Die Tiere werden mit einer mittleren Größe von 4—5 mm geboren. Das Wachstum geht im Sommer mit

großer Geschwindigkeit vor sich, während es im Winter einige Monate eingestellt wird. Es ist also in hohem Maße von der Temperatur abhängig. Im Herbst hört es bei einer Temperatur von 8° auf und beginnt im Frühjahr wieder, wenn die Temperatur des Wassers diese Grenze übersteigt. Auch auf den einzelnen Größenstufen ist das Wachstum verschieden und zwar um so größer, je kleiner die Tiere sind, und umgekehrt. Mit dem Größerwerden der Muschel ist das Wachstum in der Dicke besonders groß, was mit dem Austragen der Embryonen in den Kiemen zusammenhängt. Im Sommer geborene Tiere wachsen so schnell heran, daß sie schon im Herbst die gebärfähige Größe erreicht haben. Diese beträgt im Mittel 12—13 mm, schwankt aber je nach der Jahreszeit, in der die Tiere heranwachsen. Dementsprechend schwankt auch die Inkubationszeit, die im Mittel ungefähr $3-3\frac{1}{2}$ Monate beträgt. Die Zahl der Nachkommen beträgt im Durchschnitt etwa 16 Junge pro Elter. Es werden meist mehrere (2—4) Junge kurz hintereinander geboren. Im Winter hört die Fortpflanzungstätigkeit auf. Ebenso ist die Entwicklung der Embryonen in den Kiemen unterbrochen. Diese ist also ebenfalls von äußeren Bedingungen abhängig, trotzdem die Embryonen von dem Elterntier ernährt werden. Die Lebensdauer von *Sphaerium rivicola* beträgt im Durchschnitt 2 Jahre, die Dauer der einzelnen Generationen 4 Jahre. Jedes Jahr wird aber eine neue Generation hervorgebracht. Die Generationen überschneiden sich daher in weiten Grenzen.

5. *Sphaerium solidum*. Über die Biologie von *Sphaerium solidum* liegen bis heute außer einer ganz kurzen Notiz in LEHMANN'S „Schnecken und Muscheln der Umgebung von Stettin usw.“ (23) und außer meinen kurzen Ausführungen in meiner Arbeit über die Verbreitung der Arten der Gattung *Sphaerium* im Hamburger Hafen keine Untersuchungen vor. Damals konnte ich nur feststellen, daß sich *Sphaerium solidum* in verunreinigtem Wasser nicht halten kann, ein Ergebnis, das ich durch meine neueren Untersuchungen durchaus bestätigt fand. War doch gerade das Absterben von *Sphaerium solidum* im Hafengebiet die Veranlassung, daß ich meine Versuche an die Kalte Hofe, etwa $\frac{1}{2}$ Stunde oberhalb Hamburgs verlegte. Bei LEHMANN finden sich nur einige kurze Bemerkungen über die Fortpflanzung. Die vorliegenden Untersuchungen, die mit etwa 50 Tieren begonnen wurden und alle von diesen im Laufe der Versuchszeit geborenen Jungen umfassen, ergeben nun ein ziemlich vollständiges Bild von der Lebensweise dieser Art.

Die Geburtsgröße. Die Tiere werden mit einer Größe von 2—2,5 mm geboren, sind also bei der Geburt viel kleiner als die neugeborenen *Sphaerium corneum* und *Sphaerium rivicola*. Um sie nicht zu zerdrücken, konnte ich sie daher oft zuerst nicht messen. Sie sind auf dieser Größenstufe sehr schwer von *Sphaerium corneum* zu unterscheiden. Das einfachste Mittel der Unterscheidung, die Festigkeitsprobe, kann man hier

noch nicht anwenden und die Riefelung der Schale ist noch sehr schwach zu erkennen. Auch die mehr eiförmige Gestalt ist noch nicht vorhanden. Diese wie auch die Riefelung bilden sich erst beim weiteren Wachstum aus und sind erst bei 3—4 mm großen Tieren zu erkennen.

Das Wachstum. In der beistehenden Tabelle sind die Maße der verschiedenen Serien von Tieren im Laufe der Versuchszeit zusammengestellt. Vergleicht man die beiden Spalten 2/3 und 5/6, so bemerkt man einen auffallenden Unterschied in der Geschwindigkeit des Wachs-

Maße und Nachkommen von *Sphaerium solidum* während des ganzen Versuchs.

Datum	Ausgangsgeneration			I. Nachkommengeneration			II. Nachkommen- generation	
	Max.	Min.	Junge	Max.	Min.	Junge	Max.	Min.
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1926								
2. VII.	7,7	3,9						
15. VII.	7,7	4,3	3	2,5	2,2 ²			
23. VIII.	8,7	5,2	26	3,3	2,2			
7. IX.	8,8	6,5	42	4,0	2,1			
20. IX.	8,8	6,6	21	4,9	2,1			
4. X.	8,6 ¹	6,8	12	5,3	2,6			
18. X.	8,6	6,9	3	5,7	2,4			
1. XI.	8,6	6,9	4	5,8	2,1			
15. XI.	8,6	6,9	0	↓	↓			
29. XI.	8,6	6,9	0	dieselben bis 17. III. 1927, dann abgestorben				
9. XII.	8,6	6,9	0					
1927								
20. I.	8,6	6,9	0	abgestorben				
17. III.	8,6	6,9	0					
28. IV.	8,6	6,9	56	3,2	1,8			
5. V.	8,6	6,9		—	—			
9. VI.	8,6	6,9		6,2	4,0			
17. VI.	Alle tot!			7,0	4,6			
7. VII.				8,9	7,4			
15. VII.				9,2	7,4			
21. VII.				9,2	7,4	14	3,5	2,2 ²
4. VIII.				9,4	—	63	3,8	2,2
18. VIII.				9,4	—	12	4,8	2,4
31. VIII.				—	—	—	5,2	2,4
15. IX.				9,4	8,7	10	6,0	2,5
24. XI.				9,4	8,9	12		
				Alle tot!				

¹ Die Zahl ist kleiner, weil das größte Tier abgestorben ist.

² Wachstum nur scheinbar nicht vorhanden, weil immer neue Junge mit den kleinsten Maßen geboren werden.

tums der beiden Generationen. Die Maße der Tiere stimmen jedoch sehr gut überein und die Jahreszeit, in der das Wachstum stattgefunden hat, ist ebenfalls fast dieselbe. Man kann diesen Unterschied daher nur erklären, wenn man annimmt, daß das Wachstum der Ausgangsgeneration durch die Verpflanzung aus ihrem Wohngebiet und die damit verbundenen verschiedenartigen Störungen (Transport, Messung usw.) gehemmt worden ist. Daß eine Schädigung der Tiere eingetreten ist, ist vor allem daran zu erkennen, daß ein großer Teil gleich zu Beginn des Versuches abgestorben ist. Schon in meinen früheren Versuchen hatte sich *Sphaerium solidum* als besonders empfindlich erwiesen. Das geringe Wachstum der Ausgangsgeneration kann daher bei der Bestimmung der Wachstumsgeschwindigkeit von *Sphaerium solidum* nicht berücksichtigt werden. Im übrigen aber zeigt die große Zahl der Nachkommen, die Überwinterung und die abermalige Geburt von Jungen im Frühjahr, daß eine weitere Schädigung nicht eingetreten ist. Schon die im Sommer 1926 geborenen Jungen dieser Generation zeigen die gleiche Wachstumsgeschwindigkeit wie die Jungen der I. Nachkommengeneration im Sommer 1927. Sie scheinen also durch die Verpflanzung nicht weiter geschädigt worden zu sein. Ihr frühzeitiges Absterben im Frühjahr 1927 ist auf die Unterbringung während des Winters zurückzuführen, wobei sie sich zu dicht auf dem Schlammgrund befunden hatten. Leider konnte ich das vorher nicht feststellen und bemerkte es erst, als ich das Körbchen hochzog und zum Teil mit Schlamm angefüllt fand. Die Maße der übrigen Tiere sind zuverlässig.

Betrachtet man diese, so erkennt man in Spalte 5/6, auf die ich aus praktischen Gründen zuerst eingehen möchte, daß das Wachstum mit sehr großer Geschwindigkeit vor sich geht. Die gegen Ende April 1927 geborenen Tiere erreichten bis zum November eine Größe von 9,4 bzw. 8,9 mm. Sie hatten also in 4—5 Monaten die Maximalgröße der Art erreicht und starben bis zum November alle ab, nachdem sie eine große Zahl von Jungen geboren hatten. Die Jungen wuchsen ebenso wie die ersten der Ausgangsgeneration bis zum Herbst noch bis zu einer Größe von 5—6 mm heran, auf der sie überwinternten.

Vergleicht man das Wachstum dieser Tiere (Spalte 8) mit dem der Elterntiere in Spalte 5 und 6, die ja unter den gleichen äußeren Bedingungen gelebt haben, so ergibt sich, daß das Wachstum der Jungen viel schneller vor sich geht als das der Alten. In der beistehenden Tabelle sind die Zuwüchse berechnet und in % der Ausgangsgröße ausgedrückt. Es ergibt sich daraus, daß auch bei *Sphaerium solidum* das Wachstum um so schneller vor sich geht, je kleiner die Tiere sind und umgekehrt.

Ausgangs- größe mm	Zuwuchs	
	mm	%
9,2	0,2	2
7,4	1,5	20
3,5	2,5	71

Die ersten Jungen der Ausgangsgeneration sind leider im Frühjahr 1927 abgestorben, so daß ich über den weiteren Verlauf ihres Wachstums nichts aussagen kann. Haben aber schon die im Frühjahr 1927 geborenen Jungen bis zum Herbst das Maximum der Art erreicht, so hätten die überwinterten Tiere es sicher. Die größeren von ihnen würden es sogar früher im Sommer erreicht haben. Es ist daher anzunehmen, daß auch sie in diesem Jahre noch abgestorben wären.

Für die Frage nach der *Lebensdauer* von *Sphaerium solidum* ergibt sich hieraus etwa folgendes Bild: Die im Anfang eines Jahres geborenen *Sphaerium solidum* sterben bis zum Herbst ab, werden also nicht einmal ein Jahr alt. Die im Sommer geborenen Jungen wachsen im Herbst bis zu einer mittleren Größe von 5—6 mm heran, überwintern und erreichen im nächsten Frühjahr in kurzer Zeit ihr Maximum, um im Sommer, eventuell im Herbst, abzusterben. Im einzelnen wird die Lebensdauer je nach der Jahreszeit, in der das Tier geboren wird und lebt, sehr verschieden sein. Im allgemeinen aber kann man mit Sicherheit annehmen, daß die mittlere Lebensdauer eines *Sphaerium solidum* nicht viel mehr als ein Jahr beträgt.

Während des *Winters* hörte die Wachstumstätigkeit, wie ebenfalls aus der Tabelle S. 92 zu erkennen ist, auf. Allerdings sind die Alten auch im Frühjahr nicht mehr gewachsen und die Jungen noch vor Beginn des neuen Wachstums abgestorben. Aber die Alten müssen als ausgewachsen angesehen werden, trotzdem sie nicht die Maximalgröße der Art erreicht haben. Darüber habe ich oben S. 93 bereits gesprochen. Die letzte Messung der Jungen jedoch ergab, daß sie vom November bis Mitte März nicht gewachsen waren. Auch bei *Sphaerium solidum* wird also im Winter das Wachstum eingestellt.

Die Fortpflanzung. Wann die jungen *Sphaerium solidum* geschlechtsreif werden, konnte ich nicht feststellen, da ich noch keine Tiere geschnitten habe. Es ist aber anzunehmen, daß die *Geschlechtsreife* ebenso wie bei *Sphaerium corneum*, bei der ich schon in Embryonen in den Kiemen der Elterntiere reife Eier und Samen fand, auf einer sehr geringen Größe eintritt. Die eigentliche Fortpflanzung beginnt jedoch erst, wenn die Tiere die *gebärfähige Größe* erreicht haben, wo sie zum ersten Male Junge zur Welt bringen. Diese Größe wird bei dem schnellen Wachstum der Tiere in sehr kurzer Zeit erreicht. Sie genau zu bestimmen, ist nicht leicht, da sie ebenso wie bei *Sphaerium rivicola* stark von äußeren Verhältnissen abhängig ist. Wie unsere Tabelle S. 92 zeigt, sind bei der Ausgangsgeneration schon Junge geboren worden, als das größte Tier erst 7,7 mm maß. Bei der I. Nachkommengeneration dagegen war das größte Tier bereits über 9 mm groß, als in dem Korb die ersten Jungen geboren wurden. Allerdings hatten wir oben gesehen, daß die geringe Größe der Ausgangsgeneration durch die Verpflanzung hervorgerufen

worden war. Man kann daher annehmen, daß unter normalen Umständen bei dieser Größe noch keine Jungen geboren werden. Es ist sogar wahrscheinlich, daß das nicht der Fall ist, da das Wachstum der Elterntiere im allgemeinen keine Verzögerung erleiden wird. Aber man kann hieraus doch sehen, daß die gebärfähige Größe auch bei *Sphaerium solidum* keine bestimmte Länge des Tieres ist, sondern in großen Grenzen schwanken kann. Wie groß diese Grenze ist, läßt sich im voraus nicht sagen. Da die Tiere der Ausgangsgeneration ausscheiden müssen, stehen mir leider nur die Tiere der I. Nachkommengeneration zur Verfügung. Bei diesen ist nun die Gebärfähigkeit außerordentlich spät eingetreten. Erst bei einer Größe von über 9 mm wurden die ersten Jungen geboren. Das wird verständlich, wenn man berücksichtigt, daß die Tiere in der kühlen Temperatur des Frühlings herangewachsen sind. Im Juni hatten die Tiere schon eine Größe von 7 mm erreicht und 4 Wochen später waren sie bereits fast 9 mm groß. Gerade in der Zeit der Entwicklung der Embryonen setzte also auch ein großes Wachstum der Elterntiere ein, so daß diese schon sehr groß waren, als die Jungen geboren werden konnten. Wir finden hier also die gleichen Verhältnisse wie bei *Sphaerium rivicola*, nur daß diesmal das Wachstum der Elterntiere nicht im Herbst, sondern im Frühling stattfand. Nimmt man aber Juli und August als die heißesten Monate, so kommen September-Oktober und Mai-Juni als die nächstkälteren an die Reihe, die sich etwa in den Temperaturen entsprechen. In diesen Monaten fand aber die Verschiebung der gebärfähigen Größe nach einer größeren Länge der Tiere hin statt. Man kann also annehmen, daß es sich in beiden Fällen um das gleiche handelt. Bei *Sphaerium solidum* ergibt sich also als gebärfähige Größe der im Herbst und Frühjahr heranwachsenden Tiere eine Länge von etwa 9 mm; für die im Sommer heranwachsenden Tiere ist sie etwas geringer, konnte aber nicht genau bestimmt werden. Immerhin kann man als mittlere gebärfähige Größe 8—9 mm annehmen.

Die Bestimmung der gebärfähigen Größe ist von großer Bedeutung für die Berechnung der *Nachkommenzahl* eines Tieres. Hat man eine größere Zahl von Tieren, die heranwachsen und Junge gebären, bis zum Tode beobachtet, so kann man die Zahl der Nachkommen pro Tier bestimmen, wenn man die Zahl der Geborenen durch die Zahl der gebärfähigen Tiere dividiert (s. Tab. S. 97). Im vorliegenden Falle ist es nun nicht leicht, diese Zahl zu berechnen, weil die gebärfähige Größe nicht ganz genau bestimmt werden konnte. Zweifellos war die gebärfähige Größe zuerst 9 mm, da die größten Tiere seit längerer Zeit mehr als 9 mm groß waren, ehe die ersten Jungen geboren wurden. Es wurden dann pro Tier 7 Junge geboren. Das ist möglich, wenn man bedenkt, daß diese 7 Jungen lange Zeit zu ihrer Entwicklung hatten. Im nächsten Zeitabschnitt vom 21. VII. bis 4. VIII. wurden 63 Junge

geboren. Nimmt man wiederum 9 mm als gebärfähige Größe, so ergibt das bei den 3 vorhandenen Tieren über 9 mm Länge 21 Junge pro Elter in knapp 14 Tagen. Es scheint mir nun zweifelhaft, daß die Elterntiere imstande sind, in so kurzer Zeit so viele Junge hervorzu- bringen, besonders wenn man berücksichtigt, daß die jüngeren Embryo- nen, wie GROENEWEGEN bei *Sphaerium rivicola* festgestellt hat, so lange ganz klein bleiben, bis die älteren geboren sind. Ich glaube daher, daß sich auch die 8 mm großen Tiere an der Gebärtätigkeit beteiligt haben. Dafür spricht auch 1. unsere obige Feststellung über die Verschiebung der gebärfähigen Größe im Sommer nach kleineren Längen und 2. die Tat- sache, daß alle Tiere im Laufe des Herbstes abgestorben sind. Hätten sie nicht geboren, so wären sie wahrscheinlich ebenso wie die Tiere der Ausgangsgeneration lebend geblieben und hätten im kommenden Früh- jahr ihre Jungen zur Welt gebracht. Nimmt man auf Grund dieser Überlegungen die Zahl 8,5 als gebärfähige Größe an, so ergeben sich 9 Junge pro Elterntier in der Zeit vom 21. VII.—4. VIII. 1927, eine Zahl, die schon eher brauchbar, wenn auch noch sehr hoch ist. Aber wenn man annimmt, daß jedes Tier ebenso wie die beiden größten zuerst eine größere Zahl (6—7 Junge) geboren hat, dann erscheint es möglich, daß innerhalb der 14 Tage noch 2 oder 3 Tiere nachgewachsen sind und ge- boren werden konnten. Berechnet man nun auf Grund dieser Zahl für die mittlere gebärfähige Größe die Anzahl der Nachkommen pro Eltern, so ergibt sich die Zahl 24, die ungefähr den Verhältnissen von *Sphaerium corneum* in derselben Gegend der Elbe entspricht.

Außerdem aber gewinnt diese Zahl an Wahrscheinlichkeit, wenn man die Zahl der Jungen pro Elter bei der Ausgangsgeneration bestimmt. Dabei muß allerdings die gebärfähige Größe viel kleiner angenommen werden, da diese Tiere ja in ihrem Wachstum gehemmt waren (S. 93). Bei den Versuchen am Oberhafen waren von diesen Tieren der Ausgangs- generation schon bei einer Größe der Elterntiere von 7,1 mm Junge geboren worden. Nimmt man daher für diese Tiere als gebärfähige Größe eine Länge von 7 mm an, so ergibt sich als mittlere Nachkommenzahl der Wert 22,15, der sehr gut mit der oben erhaltenen Zahl übereinstimmt. In der beistehenden Tabelle sind diese Zahlen noch einmal übersichtlich zusammengestellt. Man kann darnach sagen, daß die Zahl der Nach- kommen pro Elter 22—24 beträgt.

Die *Aufeinanderfolge der Geburten* läßt sich leider aus diesen Zahlen nicht berechnen. Besondere dazu angestellte Untersuchungen schlugen alle fehl, weil die Tiere bei Einzelzucht meist zu schnell absterben. Nur bei einem Tier konnte ich einmal in der Zeit vom 16. VII.—2. IX. die Geburt von 8 Jungen beobachten. Wie sich aber im einzelnen die Geburten dieser Tiere auf diese Zeit verteilen, kann ich nicht angeben, da aus der Zeit vom 21. VII.—19. VIII. keine Beobachtungen vorliegen. Tier I und

Zahl der Nachkommen von *Sphaerium solidum* auf Kalte Hofe.

Ausgangsgeneration				I. Nachkommengeneration			
Mittlere gebärfähige Größe 7 mm				Mittlere gebärfähige Größe 8,5 mm			
Datum	Zahl der Geborenen	Eltern-tiere > 7 mm	Junge pro Elter	Datum	Zahl der Geborenen	Eltern-tiere > 8,5 mm	Junge pro Elter
1926				1927			
15. VII.	3	7	0,45	21. VII.	14	2	7
23. VIII.	26	10	2,6	4. VIII.	63	7	9
7. IX.	42	11	3,8	18. VIII.	12	6	2
20. IX.	21	11	2,0	31. VIII.	0	—	—
4. X.	12	7	1,8	15. IX.	10	4	3
18. X.	3	6	0,5	24. XI.	12	4	3
1. XI.	4	6	0,7				
1. XI. 1926 bis	0	—	—				
17. III. 1927							
28. IV. 1927							
	56	6	9,3				
		Sa.	22,15			Sa.	24

VIII sind in den ersten bzw. den letzten 8 Tagen geboren, die übrigen 6 in der Zeit vom 22. VII.—19. VIII., also in etwa 4 Wochen 6 Stück. Diese Zahl scheint sehr klein, wenn man berücksichtigt, daß bei der I. Nachkommengeneration (s. obige Tabelle) in 14 Tagen von 7 Tieren je 9 Junge geboren worden sind. Das würde also mindestens jeden 2. Tag die Geburt eines Tieres verlangen. Bedenkt man ferner, daß die beiden größten dieser 7 Tiere in der vorhergehenden Kontrollzeit schon je 7 Tiere geboren haben, so wird es wahrscheinlich, daß sie weniger beteiligt sind und daß daher die Zahl noch erhöht werden muß. Auch die Angaben LEHMANN'S (23) lassen erkennen, daß in kurzer Zeit mehrere Tiere geboren werden. LEHMANN schreibt: „Einige Tage nach dem Fang gab das auf den Wirbeln ruhig liegende Tier am 8. Juni innerhalb 2 Stunden 4 Junge von sich, die sich sofort bewegten, länglich-eirund, flach, gelblich gefärbt, 4 mm lang, 2 mm hoch waren. Die Mutter blieb bis zum 10. Juni regungslos liegen, erst im Laufe des Tages erschienen die Siphonen wieder und trat Fortbewegung durch den Fuß ein, die alle drei bisher ganz eingezogen gehalten waren. Am 11. Juni warf die Mutter 5 Junge, weiß, 2 mm lang, 1 mm hoch. Am 12. tötete ich das Tier und fand in den Kiemen noch 12 beschaltete Embryonen von $\frac{1}{4}$ — $1\frac{1}{2}$ mm Länge und $\frac{1}{8}$ — $\frac{3}{4}$ mm Höhe.“ Hier wurden also innerhalb 3 Tagen 9 Junge geboren. Allerdings könnte hierbei die Züchtung im Aquarium von Einfluß gewesen sein, wenigstens deutet der Größenunterschied der Geborenen darauf hin, daß die letzte Serie etwas zu früh geboren ist. Aber auch im Freien wären diese Tiere sicherlich bald geboren worden, da sie ja so weit ausgebildet gewesen zu sein scheinen, daß sie geboren werden konnten. LEHMANN sagt wenigstens nichts

davon, daß sie es nicht waren, was ihm bei der Messung sonst sicher aufgefallen wäre. Man kann also annehmen, daß bei *Sphaerium solidum* in kurzer Zeit eine größere Zahl von Jungen geboren wird. Außerdem lassen die Angaben LEHMANNs erkennen, daß immer mehrere zu gleicher Zeit zur Welt kommen. Natürlich muß die Geburt jedes Tieres einzeln erfolgen, da durch den Siphon immer nur eins zur Zeit herausgepreßt werden kann. Aber es werden immer mehrere kurz hintereinander geboren werden, dann eine Pause eintreten und wieder mehrere geboren werden, wie es die Beobachtung LEHMANNs zeigt. Nach kurzer Zeit müssen dann alle Jungen geboren sein und die Gebärtätigkeit aufhören. Das ist sehr schön aus meinen Tabellen zu erkennen. Beide Generationen zeigen nach einem kurzen Ansteigen der Zahl der Geborenen ein deutliches Maximum und dann ein langsames Absinken. Dazwischen befindet sich eine kleinere oder größere Pause, in der keine Jungen geboren werden. Wie sich aus den unten beschriebenen Versuchen an *Sphaerium corneum* schließen läßt, ist das die Zeit, in der die kleinsten in den Kiemen enthaltenen Embryonen, die in ihrem Wachstum zurückbleiben bis die größeren geboren sind, heranwachsen. Diese Pause fällt bei der Ausgangsgeneration mit der Winterpause zusammen; bei der 1. Nachkommengeneration liegt sie in der Zeit vom 18. VIII.—15. IX. 1927, in welcher Zeit nur 4 Junge geboren sind. Allerdings lag zwischen diesen Daten keine Kontrolle, so daß die Zeit, in der diese 4 Jungen geboren wurden, nicht genau bestimmbar ist. Aus dem Umstand aber, daß in diesen 8 Wochen nur 4 Tiere geboren sind, ist schon zu erkennen, daß die Gebärtätigkeit mit dem Alter der Tiere allmählich abnimmt.

Allerdings ruft auch die kühlere Temperatur des Herbstes eine Abnahme der Geburten hervor, wie an den Verhältnissen der Ausgangsgeneration zu erkennen ist. Während nämlich bei den Tieren der 1. Nachkommengeneration, die voll ausgewachsen waren, die Abnahme der Geburten hauptsächlich auf das Erlöschen der Gebärtätigkeit zurückgeführt werden muß, geht das bei den Tieren der Ausgangsgeneration nicht. Trotzdem bemerken wir auch hier im September und Oktober eine Abnahme der Geburten bis zum Winter hin. In der Zeit vom 1. XI. 1926 bis 17. III. 1927 sind sogar gar keine Jungen geboren worden. Erst in der Zeit von Ende März bis Ende April wurden wieder neue Junge in den Körbchen gefunden. Man sieht hier also deutlich, daß ebenso wie das Wachstum auch die Fortpflanzungstätigkeit im Winter eingestellt wird.

Die Generationsdauer. Versucht man nun noch, den Zeitraum einer Generation zu bestimmen, so ergibt sich, daß die einzelnen Generationen sich weit überschneiden. Nimmt man z. B. Tiere, die im Anfang des Sommers geboren werden, so kann es vorkommen, daß diese Tiere im Herbst desselben Jahres noch Junge bekommen, dann überwintern und

im Frühjahr noch einmal Junge bekommen. Die erstgeborenen Jungen können aber dann ebenfalls schon Junge haben oder sehr bald bekommen. Die jüngsten Nachkommen der Ausgangsgeneration würden also gleichaltrig sein mit den ältesten Nachkommen der 1. Nachkommengeneration. Besonders im Sommer, wo das Wachstum mit so großer Geschwindigkeit vor sich geht, werden die Tiere, die im Frühjahr geboren sind, sehr schnell die Größe der im Vorjahr geborenen und im Herbst und Frühjahr viel langsamer herangewachsenen Tiere erreicht haben. Sie holen also die zuerstgeborenen Jungen derselben Eltern ein. Man kann daher bei im Freien gefundenen Tieren nicht ohne weiteres sagen, welcher Generation sie angehören bzw. wann sie geboren sind.

Dennoch ist es nach den vorliegenden Untersuchungen möglich, die Dauer einer einzelnen Generation anzugeben. Die ersten Jungen unserer Ausgangsgeneration wurden im Sommer 1926 geboren, die letzten im Frühjahr 1927. Die Generation beginnt aber mit der Geburt der Erstgeborenen und erstreckt sich bis zum Tode der zuletzt geborenen. Erstere fand im Juli 1926 statt. Letzterer konnte in meinen Versuchen zwar nicht beobachtet werden. Nach den erhaltenen Zahlen über das Wachstum ergibt sich aber, daß die im Frühjahr 1927 geborenen Jungen höchstens bis zum frühen Sommer 1928 gelebt haben würden. Die Generation erstreckt sich also über ungefähr $1\frac{1}{2}$ —2 Jahre.

Im ganzen ergibt sich also folgendes Bild der Lebensweise von *Sphaerium solidum*. Die Tiere werden mit einer Größe von 2,0—2,5 mm geboren, wachsen im Sommer sehr schnell heran, bringen eine Anzahl Junge zur Welt und sterben dann ab. Nur selten überwintern sie noch. Die im Herbst geborenen Jungen erreichen bis zum Winter eine mittlere Größe bis zu 6 mm. Im Winter hört die Wachstumstätigkeit auf. Im Frühling wachsen die Tiere sehr schnell heran und bringen ihre Jungen zur Welt, die wiederum im Laufe des Sommers sehr schnell heranwachsen. Das Wachstum ist umgekehrt proportional der Größe der Tiere; je kleiner sie sind, um so schneller ist es und umgekehrt. Es ist im höchsten Maße abhängig von der Temperatur, im Sommer sehr groß, im Winter lange Zeit gleich Null. Die Lebensdauer eines einzelnen Tieres beträgt etwa 1 Jahr, der Zeitraum einer Generation etwa 2 Jahre. Die Fortpflanzung beginnt bei einer mittleren Größe von 8—9 mm. Die Entwicklung der Embryonen in den Kiemen ist von den Verhältnissen der Umgebung abhängig. Ihre Dauer konnte nicht genau bestimmt werden. Die Zahl der Jungen pro Elter beträgt etwa 22—24. Die Aufeinanderfolge der Geburten ist sehr rasch. Nach Erreichen der gebärfähigen Größe steigt sie langsam an und fällt nach einem Maximum wieder langsam ab. Meist werden mehrere Junge zugleich geboren. Zwischen diesen Geburtszeiten treten größere oder kleinere Pausen ein. Diese sind mit zunehmendem Alter der Tiere sowie in den kühleren Jahreszeiten, Herbst

und Frühling, größer als im Sommer. Im Winter wird die Fortpflanzungstätigkeit ganz eingestellt.

6. *Sphaerium corneum*. Die Biologie von *Sphaerium corneum* ist durch meine früheren Untersuchungen (33—37) sehr weitgehend bekannt. Durch die etwas veränderte Methodik bei den gleichzeitig mit den vorliegenden Untersuchungen angestellten Versuchen über das Formwachstum der Süßwassermuscheln konnten jedoch noch einige Einzelheiten näher untersucht werden, über die hier berichtet werden soll.

1. Die Aufeinanderfolge der Geburten. Bei der Beobachtung des Wachstums in den verschiedenen Dimensionen kam es mir darauf an, möglichst viele Messungen zu bekommen, um so möglichst den ganzen Verlauf des Wachstums übersehen zu können. Andererseits mußten aber die Zuwächse so groß sein, daß man sie gut messen konnte, und es durften auch die Tiere nicht zu viel gestört werden. Die einzelnen Meßtage durften also nicht zu weit auseinander und nicht zu nahe aneinander liegen. Ich wählte daher die Zeit von 8 Tagen als regelmäßige Beobachtungszeit. Diese häufige Beobachtung der einzelnen in den Körbchen gehaltenen Tiere machte es mir nebenbei möglich, die sich langsam vermehrende Zahl der Nachkommen immer wieder festzustellen und die Geschwindigkeit kennen zu lernen, mit der die einzelnen Geburten aufeinander folgen. In der beistehenden Tabelle sind die Nachkommen der einzelnen Tiere wie sie nach und nach in den einzelnen Körbchen geboren worden sind, zusammengestellt. Aus der Tabelle ist zu sehen, daß sich die Gebär-

Anzahl der von einem Elterntier innerhalb von je 8 Tagen geborenen Jungen.

Datum	Korb 10	Korb 12	Korb 13	Korb 20	Korb 21	Korb 22
21. VII.	—	2	—	—	—	—
28. VII.	—	1	4	2	—	3
4. VIII.	6	4	6	6	2	1
12. VIII.	7	3	2	6	5	1
18. VIII.	3	5	4	1	0	2
26. VIII.	0	0	0	0	1	2
2. IX.	10	4	5	10	5	0
9. IX.	1	2	6	2	0	7
16. IX.	0	0	3	0	0	1
23. IX.	0	3	1	1	0	1
Summe	27	24	31	28	13	18

tätigkeit über etwa 2—3 Monate erstreckt. In dieser Zeit wurden ungefähr alle 8 Tage einige Tiere geboren. Die Anzahl dieser Geborenen ist sehr verschieden und schwankt zwischen 1 und 10. Stellt man diese Serien von innerhalb der gleichen Beobachtungszeit geborenen Jungen nach ihrer Häufigkeit zusammen (siehe nachstehende Tabelle), so ergibt

Anzahl der in den einzelnen Serien enthalt. Tiere	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Häufigkeit des Vorkommens dieser Anzahl	10	8	5	4	4	5	2	—	—	2

sich eine fortlaufende Reihe, in der die niedrigen Zahlen am häufigsten, die hohen am seltensten sind. Man müßte darnach annehmen, daß die Geburt von Einzeltieren am häufigsten, die von mehreren kurz hintereinander um so seltener ist, je mehr Junge es sind. Für die ganz hohen Zahlen trifft das sicher auch zu; für die niederen ist es nur scheinbar so. Betrachtet man nämlich die Stellung der einzelnen Zahlen in der Tabelle auf S. 100, so wird man finden, daß die kleinen Zahlen meistens am Anfang und am Ende stehen. Dreimal findet sich eine 2 am Anfang einer Reihe und viermal eine 1 am Ende der Reihe. Eine weitere 1 und eine weitere 2 befindet sich ferner an vorletzter Stelle der Reihen. Diese niederen Zahlen finden wir also hauptsächlich, wenn die Tiere noch klein oder wenn sie schon alt sind, also im Beginn und am Ende der Gebärtätigkeit. Man kann daher annehmen, daß in den ersten Fällen die Gebärtätigkeit noch nicht voll im Gange und in dem zweiten schon im Erlöschen ist. Wir können diese Zahlen daher nicht als Normalzahlen ansehen. Auch die niedrigen Zahlen in der Mitte, vor oder hinter einer großen Zahl sind nicht immer als Beweis für das Vorkommen von Einzelgeburten aufzufassen. Vielmehr kann es leicht vorgekommen sein, daß meine Kontrolle gerade an den Anfang einer Gebärperiode fiel, so daß das eine oder andere Tier schon geboren war, während die übrigen erst in den nächsten 8 Tagen nachkamen. Oder umgekehrt, die meisten Tiere waren schon geboren, als die Kontrolle stattfand, und nur eins kam noch hinterher zur Welt. Die große Anzahl der Einzelgeburten ist daher nur scheinbar vorhanden; und wohl nur gegen Ende der Gebärtätigkeit auch in Wirklichkeit. Meistens werden vielmehr immer mehrere Junge gleichzeitig oder wenigstens ungefähr zu gleicher Zeit geboren. Allerdings waren ja die einzelnen Beobachtungstage immer 8 Tage voneinander entfernt, so daß man bei einer größeren Zahl von Jungen, die sich am Ende einer Beobachtungszeit in einem Körbchen vorfindet, nicht mit Sicherheit sagen kann, ob die Tiere dieser Serie alle einzeln hintereinander oder zu gleicher Zeit geboren sind. Abgesehen von der Notwendigkeit, daß jedes Tier einzeln durch den Ausströmungssiphon herausgepreßt werden muß, wodurch ja ein gewisses Nacheinander der Geburten entsteht, sprechen verschiedene Tatsachen dafür, daß die Jungen in kleinen Serien geboren werden. Schon der anatomische Befund, daß häufig mehrere gleich große Embryonen in den Kiemen gefunden werden,

wie GROENEWEGEN für *Sphaerium rivicola* und ich für *Sphaerium corneum* feststellen konnte, läßt vermuten, daß immer mehrere Embryonen zugleich geburtsreif werden und zu gleicher Zeit das Elterntier verlassen. Besonders aber die Übereinstimmung der Neugeborenen in der Größe, wie sie aus der nachstehenden Tabelle zu ersehen ist, macht es wahrscheinlich, daß sie zu gleicher Zeit geboren sind. Wären sie nach und nach geboren, so müßten die zuerst, etwa zu Anfang einer achttägigen Beob-

Maße der Jungen bei der Auffindung in den Körbchen kurz nach der Geburt.

Datum	Korb 10	Korb 13	Korb 20
28. VII.		4,1 4,1 3,9 3,8	4,7 4,7
4. VIII.	3,4 3,3 3,3 3,3	3,7 3,6 3,5 3,4 3,4 3,4	3,8 3,8 3,8 3,7 3,7 3,7
12. VIII.	3,3 3,3 3,2 3,1 3,1 2,9 2,9	3,6 3,6	3,8 3,8 3,7 3,6 3,6 3,3
18. VIII.	3,3 3,3 3,0 3,0	3,8 3,8 3,7 3,2	3,8

achtungszeit Geborenen viel größer sein als die zuletzt, am Ende derselben Geborenen. In der folgenden Tabelle sind die Maße solcher Neugeborenen kurz nach der Geburt und 8 Tage später angegeben. Man sieht wie groß der Zuwachs in diesen 8 Tagen sein kann und wie sehr sich darnach die zu Anfang, in der Mitte und am Ende einer Beobachtungszeit geborenen Jungen in den Maßen unterscheiden müßten. Das ist aber nicht der Fall;

Maße einiger Serien von Jungen bei der ersten Messung nach der Geburt und 8 Tage später.

Korb 10		Korb 13		Korb 20	
Maße bei der ersten Messung nach der Geburt	Maße bei der Messung 8 Tage später	Maße bei der ersten Messung nach der Geburt	Maße bei der Messung 8 Tage später	Maße bei der ersten Messung nach der Geburt	Maße bei der Messung 8 Tage später
4. VIII. 1927		28. VII. 1927		28. VII. 1927	
3,4	4,3	4,1	5,2	4,7	5,7
3,3	4,3	4,1	5,2	4,7	5,7
3,3	3,9	3,9	5,1		
3,3	3,8	3,8	4,9		

vielmehr zeigt die obere Tabelle, daß die bei den einzelnen Kontrollen festgestellten Neugeborenen immer fast genau gleich groß sind. Die geringen vorhandenen Schwankungen in der Größe dieser Tiere können leicht auf das Nacheinandergeborenwerden, das durch die nacheinander erfolgte Auspressung durch den Ausströmungssipho hervorgerufen wird, oder auf eine geringe Variation in der Größe der Embryonen usw. zurückgeführt werden. Man muß also annehmen, daß das Gebären von Jungen bei *Sphaerium corneum* in der Weise vor sich geht, daß immer kleinere oder größere Serien von im Durchschnitt 3—4 Jungen zu gleicher Zeit das Elterntier verlassen. Solche Serien werden während der ganzen Dauer

der Gebärtätigkeit ungefähr alle 8 Tage abgesetzt. Nur in der Mitte dieser Zeit findet sich einmal eine längere Pause von etwa 14 Tagen. In sämtlichen Reihen der Tabelle S. 100 findet sich nämlich einmal der Wert Null. Bei den meisten Körben findet er sich am 26. VIII., außerdem einmal 8 Tage früher und einmal 8 Tage später. Die ganze Gebärzeit wird durch diese Pause in 2 etwa gleich große Hälften zerlegt. Berechnet man die Mittelwerte der Anzahl der vor und nach der Pause geborenen Jungen, so erhält man die Werte 13 und 10,5. Es scheint also, daß die Gebärtätigkeit nach der Pause, wenn die Tiere schon älter sind, etwas geringer ist. Bemerkenswert ist dabei, daß die Gebärtätigkeit nach der Pause fast immer mit einer großen Anzahl von Jungen wieder einsetzt. Man sieht daraus, daß unsere obige Behauptung, daß die geringen Zahlen von Jungen im Anfang der Gebärzeit auf die geringe Größe der Elterntiere zurückzuführen sei, wohl berechtigt ist.

Gleichzeitig ergibt sich daraus die Bestätigung einer Vermutung, die GROENEWEGEN für *Sphaerium rivicola* ausgesprochen hat. Er nahm an, daß die kleinsten Embryonen so lange im Wachstum gehindert werden bis die ältesten geboren sind. Da also das Wachstum der kleinen erst beginnen kann, wenn für sie Platz vorhanden ist, so muß natürlich einige Zeit vergehen, bis diese neue Serie von Embryonen die geburtsfähige Größe erlangt hat. Diese Zeit ist in unserer Tabelle an den 8 Tagen zu erkennen, wo keine Jungen geboren sind, also die oben erwähnte Pause. Die Vermutung GROENEWEGENS erweist sich also für *Sphaerium corneum* als richtig und es ist daher wahrscheinlich, daß sie auch für *Sphaerium rivicola* zu Recht besteht.

Andererseits ist es allerdings auch möglich, daß diese Pause zwei verschiedene Fortpflanzungsperioden trennt. Man müßte dann annehmen, daß *Sphaerium corneum* 2 Eireifep perioden aufweist, die bewirken, daß zweimal, bei einem bestimmten Alter oder einer bestimmten Größe eine gewisse Anzahl Eier in die Kiemen entleert werden. Die zweite Serie Eier würde dann etwa in die Kiemen gelangen, wenn durch die Geburt der ersten Jungen wieder Platz darin ist. Auch dann müßte eine solche Pause entstehen, weil diese Eier erst heranwachsen und die geburtsfähige Größe erreichen müßten. Es scheint jedoch unwahrscheinlich, daß bei *Sphaerium corneum* 2 solche Geschlechtsperioden vorhanden sind, da man in den Geschlechtsorganen immer reife Eier und Samen findet und da auch die Kiemen immer eine große Zahl Embryonen auf den verschiedensten Stadien enthalten. Eine solche Zweiteilung der Brunstzeit würde auch für *Sphaerium corneum* bedeutungslos sein, da im Winter Wachstum und Fortpflanzung sowieso eingestellt sind und in den übrigen Jahreszeiten die Jungen immer unter günstige Lebensbedingungen kommen. Man kann daher annehmen, daß die festgestellte Pause in der Gebärtätigkeit tatsächlich dadurch zustande kommt, daß

die kleinsten Embryonen in den Kiemen solange im Wachstum hintangehalten werden bis durch die Geburt der Großen Platz für ihr Wachstum geworden ist.

Die Geburtsgröße. Bei Betrachtung der obigen Tabellen wird es auffallen, daß die Größe der Neugeborenen in den einzelnen Körben und an den einzelnen Tagen sehr verschieden ist. Es scheint darnach im ersten Augenblick, daß die geburtsreife Größe der Embryonen sehr verschieden sei. Dieser Unterschied in der Größe ist jedoch darauf zurückzuführen, daß die Körbe nur alle 8 Tage kontrolliert wurden. Junge, die kurz nach einer Kontrolle geboren sind, werden daher bei der nächsten Kontrolle schon größer sein als diejenigen, die erst kurz vor dieser zur Welt gekommen sind. Man kann daher aus diesen Zahlen direkt ablesen, ob die Tiere schon längere oder kürzere Zeit geboren sind. Besonders auffällig ist das bei den Tieren in Korb 20, die schon eine Größe von 4,7 mm erreicht hatten, als sie in dem Körbchen gefunden wurden. Sie müssen also kurz nach der vorhergehenden Kontrolle am 21. VII. geboren sein, während die Tiere von 2,9 mm Länge in Korb 10 kurz vor der Beobachtung geboren sein müssen. Das kleinste Maß der in meinen Körbchen geborenen *Sphaerium corneum*, das also ganz kurz vor der Beobachtung geboren sein muß, betrug 2,7 mm. Meine frühere Angabe über die Geburtsgröße von *Sphaerium corneum* findet also darin ihre Bestätigung.

Zahl der Nachkommen. Addiert man alle Tiere, die jeweils in den einzelnen Beobachtungszeiten in meinen Körbchen geboren sind, wie es

Mittlere Zahl der Nachkommen pro Elterntier bei *Sphaerium corneum* auf Kalte Hofe.

Korb Nr.	Junge pro Elter
10	27
12	24
13	31
20	28
21	13
22	18
Summe	141
Mittelwert	23,5

in der untersten Zeile der Tabelle S. 100 geschehen ist, so erhält man die Zahl der Jungen, die von einem Elterntier hervorgebracht worden sind. In der beistehenden Tabelle ist der Mittelwert aus diesen Zahlen berechnet. Es ergibt sich die Zahl 23,5.

Diese Zahl scheint in krassem Widerspruch mit meinen früheren Ergebnissen zu stehen, die zu einer mittleren Fortpflanzungsziffer 10 geführt hatten. Aber ich hatte schon damals hervorgehoben, daß diese Zahl in hohem Maße sowohl von der Größe der Elterntiere als von der Lebensdauer derselben abhängig sein muß. Außerdem hatten meine früheren Versuche ergeben, daß die Zahl der Nachkommen im

reinen Wasser größer ist als im verunreinigten. Sowohl die Zahl der Embryonen in den Kiemen der Elterntiere als auch die Anzahl der tatsächlich geborenen Jungen war an verschiedenen Stellen der Elbe verschieden groß gewesen. Die mittlere Fortpflanzungsziffer 10 war aber der Mittelwert aus der Zahl der Nachkommen von diesen verschiedenen

Stellen. Nun liegt die Station Kalte Hofe oberhalb Hamburgs in einem Gebiet, in das die Abwässer der Städte Hamburg—Altona — Wandsbeck nicht mehr eindringen. Schon daraus war zu erwarten, daß die Zahl der Jungen eine sehr große sein würde. Meine frühere Station, die in den Wasserverhältnissen am besten mit Kalte Hofe übereinstimmt, ist Spadenland. Wie aus der Tabelle X, S. 77 in meiner Schrift „Weitere Mitteilungen zur Lebensweise von *Sphaerium corneum*“ zu ersehen ist, betrug die Zahl der an dieser Stelle geborenen Jungen 23. Es ergibt sich also eine fast vollkommene Übereinstimmung. Das ist natürlich Zufall. Die Einzelwerte in der vorigen Tabelle lassen erkennen, daß die Zahl der Nachkommen bei den einzelnen Tieren sehr verschieden sein kann. Immerhin gibt aber die Übereinstimmung dieser auf ganz verschiedene Weise erhaltenen Zahlen dem Wert 23 als Mittelwert für die Zahl der Jungen in reinem Wasser eine gute Sicherheit.

Für das verunreinigte Wasser des Hafens ergeben sich ebenfalls neue Werte, die in der beistehenden Tabelle zusammengestellt sind. Man erkennt darin zunächst, daß die Jungen auch hier in derselben Regelmäßigkeit geboren worden sind wie wir es oben beobachtet haben. Wir finden

Anzahl der Jungen pro Elter bei *Sphaerium corneum* am Oberhafen.

Datum	Korb 3	Korb 4	Korb 7	Korb 29
19. VIII.	5	4	5	4
26. VIII.	0	0	3	0
2. IX.	2	5	2	1
8. IX.	4	2	0	5
Summa	11	11	10	10
Mittelw.	10,5			

immer zuerst einige Geburten, dann eine Pause und dann wieder einige Geburten. Nur ist die Zahl der in den beiden Geburtsperioden geborenen Jungen hier viel kleiner als oben und die Gesamtzahl der Jungen pro Eltertier beträgt daher auch nur 10—11. Diese Zahl stimmt nun sehr gut mit der früher berechneten Zahl der Nachkommen für das Hafengebiet überein, wo sich als Mittelwert ebenfalls die Zahl 10 ergeben hatte. Allerdings ist sie höher als die früher von der gleichen Stelle des Hafengebietes erhaltenen Zahlen. Wie ich in meiner oben erwähnten Arbeit (S. 76/77) schon ausgeführt habe, waren diese jedoch besonders klein, weil ein Teil der Tiere vorzeitig konserviert werden mußte. Der Unterschied zwischen den damaligen und den jetzigen Ergebnissen ist daher vollkommen verständlich, so daß man die Zahl 10 als mittlere Fortpflanzungsziffer für das verunreinigte Wasser ansehen kann.

Die gebärfähige Größe. Wie die Diskussionen dieser Frage in meinen früheren Arbeiten zeigen, hatten sich damals für diese Größe verschiedene Werte ergeben. Während ich in meiner Schrift über die Verbreitung der Arten der Gattung *Sphaerium* in der Elbe bei Hamburg (33) 7 mm als gebärfähige Größe angegeben habe, mußte ich diese Angabe in meinen „Weiteren Mitteilungen zur Lebensweise von *Sphaerium corneum*“ (35) revidieren, da sich bei den neueren Versuchen 8 mm für diese Größe ergeben hatten. Es schien mir damals um so leichter, dies zu tun, als die Angabe von 7 mm auf einer Aquarienbeobachtung beruhte. Meine letzten Versuche wie auch die Untersuchungen an *Sphaerium rivicola* (siehe oben) haben nun ergeben, daß die gebärfähige Größe je nach den äußeren Umständen verschieden ist und daß somit beide Angaben zu Recht bestehen. Bei diesen Untersuchungen fand ich nämlich, daß im Sommer die gebärfähige Größe früher erreicht wird als im Herbst und Frühjahr. Eine Erklärung dieser Beobachtung habe ich bei Besprechung meiner Ergebnisse an *Sphaerium rivicola* zu geben versucht. Dasselbe gilt zweifellos auch für *Sphaerium corneum*.

Die in meiner ersten Arbeit geschilderten Verhältnisse des Aquariumsversuches lassen jedoch noch eine weitere Deutung dieses Befundes zu, auf die hier kurz eingegangen werden soll. Schon in meiner zweiten Schrift über die Lebensweise von *Sphaerium corneum* habe ich zur Erklärung des verschiedenen Ergebnisses bei der Feststellung der gebärfähigen Größe darauf hingewiesen, daß ein geringerer O_2 -Gehalt in dem Aquarium die Tiere veranlaßt haben könnte vorzeitig die Embryonen auszustoßen. Dasselbe kann nun sehr leicht auch in der freien Natur der Fall sein. Da nämlich im Sommer die gebärfähige Größe früher eintritt als im Herbst und Frühjahr, so erscheint es möglich, daß hierbei auch der geringere O_2 -Gehalt des Elbwassers im Sommer von Einfluß ist. Meine früheren Untersuchungen über das Formwachstum von *Sphaerium corneum* hatten ja ergeben, daß die Zahl der Embryonen in den Kiemen in O_2 -reichem Wasser größer ist als in O_2 -armem Wasser. Daraus war zu schließen, daß der für die Atmung verfügbare Raum durch das Austragen der Embryonen in den Kiemen so stark verkleinert wird, daß die Tiere in O_2 -armem Wasser nicht genügend O_2 aufnehmen könnten, wenn sie ebenso viele Embryonen in den Kiemen trügen wie die in O_2 -reichem Wasser. Um aber genügend O_2 aufnehmen zu können, würde bei solchen Tieren die Zahl der Embryonen herabgesetzt sein. Es ergab sich also hier eine deutliche Abhängigkeit von atmender Kiemenfläche und O_2 -Gehalt des umgebenden Wassers. Daher erscheint es auch sehr wohl möglich, daß ein geringerer O_2 -Gehalt des Wassers ein früheres Ausstoßen der Embryonen aus den Kiemen bewirkt, wodurch ja die atmende Fläche wieder vergrößert würde. Allerdings würde dieser Zusammenhang nicht für alle Fälle eine genügende Erklärung bieten, z. B.

würde es bei im Hochsommer herangewachsenen Tieren unverständlich sein, wenn es überhaupt zur Bildung einer größeren Embryonenzahl käme als sie für die Atmungsverhältnisse des Tieres zuträglich sind. Hier würden also die oben bei *Sphaerium rivicola* dargelegten Verhältnisse in erster Linie wirksam sein. Andererseits müßte es bei im Frühjahr herangewachsenen Tieren unverständlich sein, warum im Anfang des Sommers die Jungen bereits bei einer geringeren Größe geboren werden. Das würde durch die hier dargelegte Erklärungsweise am ersten verständlich werden. Beide Erklärungen ergänzen sich also wechselseitig sehr gut und sind in der Tat geeignet, die in der Natur beobachteten Verhältnisse, wie sie sich bei meinen Versuchen ergaben, verständlich zu machen.

Das Verhalten im Winter. Da meine früheren Versuche an *Sphaerium corneum* bereits ergeben hatten, daß im Winter das Wachstum sehr gering ist, schien es mir bei den vorliegenden Untersuchungen, bei denen es sich ja nur um das Wachstum handelte, zwecklos, die Versuche über Winter fortzusetzen. Da hierbei immer nur ein Tier in einem Körbchen gehalten wurde, wäre zudem der Verlust an Körbchen durch Treibeis zu groß gewesen. Für die im übrigen am besten untersuchte Art, *Sphaerium corneum*, kann ich daher keine bestimmten Angaben über das Verhalten während des Winters machen. Aber meine früheren Versuche hatten es ja schon wahrscheinlich gemacht, daß im Winter alle Lebensäußerungen eingestellt werden. Die Beobachtungen über das Verhalten im Winter an den anderen Arten lassen es daher sicher erscheinen, daß auch bei *Sphaerium corneum* während des Winters die Wachstums- und Fortpflanzungstätigkeit aufhört.

Im übrigen konnten durch die neueren Untersuchungen die früheren Ergebnisse über die Art und Weise des Wachstums, die Fortpflanzungstätigkeit usw. durchaus bestätigt werden.

Vergleich der Sphaeriiden. Die angestellten Untersuchungen über die Sphaeriiden zeigen, daß die Lebensweise der 3 Arten im großen und ganzen dieselbe ist. Die vorhandenen Unterschiede sind scheinbar nur durch die verschiedenen Größen der Arten bedingt. Dieser Größenunterschied ist von Anfang des Lebens der Tiere an vorhanden, indem die Geburtsgrößen bereits dem Verhältnis der ausgewachsenen Tiere entsprechen. Das eigentliche Verhalten der Tiere im Laufe des Lebens ist genau gleich. Bis zur Erlangung der fortpflanzungsfähigen Größe wachsen sie mit sehr großer Geschwindigkeit heran, wobei sie in erster Linie von der Temperatur abhängig sind. Die gebärfähige Größe ist nicht konstant und liegt bei *Sphaerium corneum* und *Sphaerium solidum* ungefähr bei der gleichen Größe; *Sphaerium rivicola* wird entsprechend ihrer Größe auch bis dahin viel größer. Die eigentliche Fortpflanzungszeit läuft bei allen drei in gleicher Weise ab und ist bei allen im Winter unterbrochen. Die Zahl der Nachkommen ist umgekehrt proportional der Größe der Tiere, eine

Beobachtung, die auch von anderen Tieren bekannt ist. Die Lebensdauer ist bei den beiden ungefähr gleich großen Tieren ebenfalls ungefähr gleich groß, während sie bei der größeren Form entsprechend ihrer Größe verlängert ist. Ebenso verhält es sich mit der Generationenfolge und -Dauer.

Die Frage, wie weit man aus der gleichen Organisation verschiedener Arten einer Gattung auf eine gleiche Lebensweise schließen darf, scheint demnach zunächst dahin beantwortet werden zu dürfen, daß die verschiedenen Arten einer Gattung auch ein gleiches biologisches Verhalten aufweisen, so weit sie in den Größenverhältnissen übereinstimmen.

Allerdings gibt es noch einen sehr charakteristischen Unterschied zwischen diesen Arten der Gattung *Sphaerium*, der diesem Ergebnis zu widersprechen scheint. Es ist das Verhalten gegenüber reinem und verunreinigtem Wasser. In meiner Arbeit über die Verbreitung der Arten der Gattung *Sphaerium* im Hamburger Hafen (33) konnte ich zeigen, daß diese Arten Abwassereinflüssen gegenüber verschieden widerstandsfähig sind. Hierbei stimmten aber nicht die beiden gleich großen, sondern die beiden Arten *Sphaerium rivicola* und *Sphaerium solidum* überein (siehe 33, graphische Darstellung S. 48). Diese beiden weisen aber in der Festigkeit der Schale ein gemeinsames Merkmal auf, das sie von *Sphaerium corneum* unterscheidet. Es liegt daher nahe anzunehmen, daß hierin ein Unterschied vorhanden ist, der dem Verhalten gegenüber Verunreinigungen entspricht. In der Tat haben verschiedene Forscher bereits hervorgehoben, daß Muscheln in stehenden schlammigen, also O_2 -armen Gewässern dünnere Schalen haben, als in fließenden und daher O_2 -reichen. Wenn darin bisher eine Anpassung an die Verhältnisse des strömenden Wassers erblickt wurde, so ist das zweifellos richtig. Es ist damit aber nichts über die Entstehung dieser Anpassung ausgesagt. Nimmt man nun an, daß die Muscheln zur Bildung der Schale einer gewissen Menge O_2 bedürfen, so wird es verständlich, wenn sie zur Bildung dickerer Schalen eines größeren O_2 -Gehaltes des Wassers bedürfen als zur Bildung dünnerer Schalen.

Nun ist allerdings der Chemismus der Entstehung der Molluskenschale noch keineswegs geklärt. Auch ist eine Beziehung derselben zum O_2 -Gehalt des umgebenden Wassers nicht nachgewiesen. Trotzdem kann man heute schon sagen, daß der O_2 -Gehalt des Wassers, der ja für das ganze tierische Leben von so hervorragender Bedeutung ist, auch dabei eine Rolle spielt. Nach der Besprechung der verschiedenen in der Literatur enthaltenen Angaben über den Chemismus der Entstehung der Molluskenschale faßt nämlich v. FÜRTH (10, S. 579) das Ergebnis folgendermaßen zusammen: „Bei näherer Überlegung erweist sich der Gegensatz zwischen den Anschauungen von MOYNIER DE VILLEPOIX einerseits und MURRAY IRVINE und STEINMANN andererseits nicht so scharf wie

es auf den ersten Blick wohl scheinen möchte. Die erstere Vorstellung geht davon aus, daß Calciumcarbonat im Blut gelöst sei. Woher stammt denn aber dieser kohlen saure Kalk bei Seetieren? Doch offenbar aus der Umsetzung der Kalksalze des Seewassers, also in erster Linie des Calciumsulfats mit der an die Alkalisalze des Blutes gebundenen *den Verbrennungsprozessen im Organismus entstammenden Kohlensäure*. Eine solche Umsetzung wird also in Wirklichkeit bei beiden Anschauungen vorausgesetzt (von mir gesperrt, THIEL). Dasjenige, worüber die Meinungen auseinandergehen, ist vielmehr die Frage, ob das dabei entstandene Calciumcarbonat in den Tegumenten direkt gefällt oder ob es zunächst durch einen Überschuß von Kohlensäure im Blute gelöst werde, um erst nachher nach Maßgabe als die CO_2 an der Körperoberfläche abdunstet, auszukristallisieren.“ Wir sehen also, daß beide bis jetzt bestehenden Anschauungen die Bildung einer großen Menge CO_2 in dem Organismus voraussetzen, die wiederum auf einer regen Verbrennung beruht und so die Aufnahme von viel O_2 verlangt. Auch die von BIEDERMANN nachgewiesene Beteiligung von Mg-Salzen und phosphorsaurem Kalk (vgl. v. FÜRTH, S. 580) bei der Bildung der Schale verlangt die Anwesenheit von viel Kohlensäure im Blut und damit eine reichliche Aufnahme von O_2 .

Dickschalige Muscheln werden daher zur Bildung ihrer Schale einer O_2 -reicheren Umgebung bedürfen als Tiere mit dünner Schale. Das gleiche Verhalten von *Sphaerium rivicola* und *Sphaerium solidum* in bezug auf ihre Wohngebiete scheint darnach also tatsächlich in Zusammenhang zu stehen mit der morphologischen Übereinstimmung des Besitzes einer dicken Schale. Die Dicke der Schale ist aber ebenso wie die Größe eines der charakteristischen Merkmale, auf Grund deren die Arten der Gattung *Sphaerium* unterschieden werden. Wir erkennen also auch hier eine Übereinstimmung in dem biologischen Verhalten der Arten entsprechend der morphologischen Gleichheit eines bestimmten Merkmals. Und gleichzeitig sehen wir bei einer sonst sehr nahe verwandten Art ein anderes biologisches Verhalten entsprechend der Ungleichheit dieses Merkmals. An sich würde man aber diesem Merkmal keineswegs eine solche Bedeutung für die Biologie dieser Tiere zuerkennen. Im Gegenteil wird man eher geneigt sein, die beiden gleich großen Formen für näher miteinander verwandt zu halten als die eine von ihnen mit der viel größeren. Unsere Untersuchungen zeigen aber, daß diese beiden Arten näher zusammengehören als die beiden gleich großen. Daraus ergibt sich zunächst der an sich banale Schluß, daß die Arten einer Gattung in ihrem biologischen Verhalten um so mehr übereinstimmen, je größer ihre morphologische Übereinstimmung ist.

Dreht man aber dieses Ergebnis um, was nach den vorliegenden Untersuchungen ebenfalls möglich ist, so ergibt sich, daß Arten, die in ihrem biologischen Verhalten nicht sehr weitgehend übereinstimmen, auch

nicht sehr nahe verwandt sein können. Bei den Arten der Gattung *Sphaerium* ergab sich zunächst in dem verschiedenen Verhalten den Abwassereinflüssen gegenüber ein bedeutender Unterschied gerade bei den am nächsten verwandt erscheinenden Arten *Sphaerium corneum* und *Sphaerium solidum*. Bei genauerer Untersuchung zeigte es sich jedoch, daß dieser biologische Unterschied einer feinen morphologischen Verschiedenheit der Arten entspricht, die einen solchen Einfluß auf das biologische Verhalten zunächst nicht haben zu können schien. Und doch haben wir gesehen, daß ihr eine solche Bedeutung zugeschrieben werden muß.

Man kann daher annehmen, daß auch bei anderen nahe verwandten Arten, die aber ein sehr verschiedenes biologisches Verhalten aufweisen, morphologische Unterschiede vorhanden sind, die das verschiedene biologische Verhalten bewirken. Dadurch erweisen sie sich als von größerer Bedeutung als nach dem äußeren Augenschein zu erkennen ist. Wenn aber verschiedene Arten durch schwerwiegende Merkmale getrennt sind, kann man sie nicht als so nahe verwandt ansehen, wie wenn sie nur geringe Unterschiede aufweisen. Das biologische Verhalten erwies sich so als ein Index auch für morphologische Verschiedenheiten und weiter für den Grad der Verwandtschaft der einzelnen Arten. Nahe verwandte Arten mit sehr verschiedenem biologischen Verhalten könnte es darnach nicht mehr geben. Vielmehr würde das verschiedene Verhalten in biologischer Beziehung als Beweis einer schwerwiegenden morphologischen Verschiedenheit angesehen werden müssen, auf Grund deren eine nähere Verwandtschaft der betreffenden Arten nicht mehr angenommen werden könnte.

Ob man diese Anschauung, die sich aus der Betrachtung der Verhältnisse bei den Arten der Gattung *Sphaerium* ergibt, auf andere Tierformen allgemein anwenden kann, bedarf natürlich noch der Nachprüfung. Die Ergebnisse zeigen aber, daß man in der Annahme einer nahen Verwandtschaft von sich biologisch sehr verschieden verhaltenden Tieren sehr vorsichtig sein muß. Selbst nur gering erscheinende Unterschiede können in Wirklichkeit eine Bedeutung haben, die sie zu schwerwiegenden macht, so daß die Verschiedenheit der betreffenden Tiere als größer und ihre Verwandtschaft als weiter angesehen werden muß.

Zusammenfassung und Vergleich der verschiedenen untersuchten Formen.

Bei dem Versuch, die Verbreitung der Arten der Gattung *Sphaerium* in der Elbe bei Hamburg aus ihrer Lebensweise zu erklären, war nur die Lebensweise von *Sphaerium corneum* zugrunde gelegt worden. Es war daher erwünscht, auch die Biologie der anderen Arten näher kennen zu lernen. Zugleich sollte dadurch die Frage studiert werden, wie weit man

aus dem biologischen Verhalten einer Art auf ein gleiches bei nahe verwandten Arten schließen kann? Es wurden daher mit einer gleich großen und einer etwa doppelt so großen Art derselben Gattung ähnliche Versuche angestellt wie früher mit *Sphaerium corneum*. Da außerdem gleichzeitig Untersuchungen über das Wachstum verschiedener Süßwassermuscheln angestellt wurden, konnten die bei diesen Versuchen erhaltenen Zahlen über das Wachstum dieser Arten ebenfalls angegeben werden. Im Zusammenhang damit schien es gut, die weit in der Literatur verstreuten Angaben über die Biologie dieser Arten zu sammeln und ebenfalls kurz anzugeben. Dadurch entstand eine kurze Zusammenstellung unserer heutigen Kenntnis der Biologie unserer häufigen Süßwassermuscheln.

Die Methode war wie bei den früheren Versuchen an *Sphaerium corneum* eine Züchtung in der freien Elbe durch Aushängen der Tiere in kleinen mit Löchern versehenen Zelluloidkörbchen bzw. durch Versenken in einer vielfach durchbohrten Holzkiste.

Die untersuchten Arten waren *Pisidium amnicum*, *Dreissena polymorpha*, *Anodonta complanata* und die 3 *Sphaerium*-arten *Sphaerium rivicola*, *solidum* und *corneum*. Diese verschiedenen Formen erwiesen sich nicht alle in gleicher Weise für die beabsichtigten Untersuchungen geeignet, so daß die Ergebnisse nicht für alle Arten gleichmäßig sind.

Im allgemeinen ergab sich ein deutlicher Unterschied in dem Verhalten der 4 untersuchten Gattungen, während die 3 untersuchten Arten der Gattung *Sphaerium* trotz einiger Unterschiede sich im wesentlichen gleich verhielten.

Das Wachstum. Allen Formen gemeinsam ist eine große Abhängigkeit des Wachstums von der Temperatur. In den heißen Sommermonaten ist das Wachstum sehr groß, während es im Frühjahr und Herbst kleiner wird und im Winter etwa 3—4 Monate lang ganz aufhört.

Wie lange diese Wachstumsruhe im Winter dauert, hängt ebenfalls von der Temperatur ab. Bei *Sphaerium rivicola* war es möglich, ungefähr die Grenze zu ermitteln, bei der das Wachstum im Herbst aufhört und im Frühling wieder beginnt. Sie liegt bei ungefähr 8—9°. Wahrscheinlich gilt diese Grenze auch für die anderen Formen, da sie alle ungefähr zu der gleichen Zeit nicht mehr wuchsen.

Ebenso ergab sich übereinstimmend für alle Formen ein verschiedenes Wachstum auf den einzelnen Größenstufen. Je kleiner die Tiere sind, um so schneller wachsen sie und umgekehrt.

Im einzelnen ergaben die Versuche bei *Pisidium* ein verhältnismäßig langsames Wachstum. Die Ergebnisse an dieser Art sind jedoch unsicher und bedürfen der Nachprüfung.

Auch bei *Dreissena* ergab sich ein verhältnismäßig geringes Wachstum, das vielleicht auf die Störung der Tiere zurückzuführen ist, die durch

das jedesmalige Losschneiden bei der Messung entsteht. Der mittlere jährliche Zuwuchs betrug bei den verwandten ziemlich großen Tieren 2 mm. Diese Zahl bedarf jedoch der Ergänzung durch Versuche mit jüngeren Tieren.

Die Ergebnisse der Wachstumsversuche an *Anodonta* stimmen mit den früheren Angaben HAZAYS überein. Der mittlere jährliche Zuwuchs betrug im Jahre 1926/27 etwa 15 mm.

Bei den *Sphaeriiden* erwies sich das Wachstum bei allen 3 Arten als sehr rasch.

Für *Sphaerium solidum* ergaben sich fast die gleichen Verhältnisse wie früher für *Sphaerium corneum*. Die Tiere wachsen im Laufe des Sommers sehr schnell heran, bringen ihre Jungen zur Welt und sterben teils im Herbst, teils im nächsten Frühjahr ab. Die im Herbst geborenen Jungen wachsen im Herbst und im Frühjahr, soweit es die Temperatur zuläßt, langsam heran, erreichen im frühen Sommer die gebärfähige Größe und sterben nach der Geburt ihrer Jungen bis zum Herbst hin ab.

Für *Sphaerium corneum* ergaben die Versuche eine volle Bestätigung der früheren Angaben über das Wachstum.

Bei *Sphaerium rivicola* geht das Wachstum ebenfalls mit großer Geschwindigkeit vor sich. Nur bewirkt hier die etwa doppelte Größe der Art eine längere Dauer. Die im Frühjahr geborenen Tiere erreichen ebenfalls im Herbst die gebärfähige Größe und bringen eine Anzahl Junge zur Welt. Nach der Winterpause wachsen sie im nächsten Frühjahr weiter, ohne jedoch schon bis zum Herbst die Maximalgröße der Art zu erreichen. Bis zum Herbst wachsen sie vielmehr nur bis zu einer mittleren Größe von etwa 15 mm heran, um erst im nächsten Jahre die volle Artgröße zu erreichen. Entsprechend der Größe der Art finden wir hier also eine doppelt so lange Wachstumszeit wie bei *Sphaerium corneum* und *solidum*.

Die Fortpflanzung. Über die Fortpflanzungsverhältnisse der *Unioniden* und *Dreissena* konnte bei der Art der Versuche kein Aufschluß erlangt werden. Sie wurden, soweit Angaben darüber vorhanden, aus der Literatur zusammengestellt.

Bei *Dreissena* findet die Fortpflanzung von Mai bis Oktober statt. Die Eier werden in kleinen Häufchen auf den Boden abgelegt. Die Zahl der freischwimmenden Larven nimmt bis zum Sommer zu, im Juli—August liegt das Maximum, nach dieser Zeit werden die Larven im Plankton wieder geringer. Die Dauer des Schwärmstadiums beträgt 8 Tage, worauf die Larve zum Grunde niedersteigt und sich in die kleine Muschel umwandelt. Bis Ende August haben die jungen Tiere schon Größen von 5—10 mm erreicht.

Die *Unioniden* werden nach HAZAY im dritten und vierten Lebensjahre geschlechtsreif, wobei jedoch zu bedenken ist, daß HAZAY das

Alter der Tiere nach den Jahresringen bestimmt hat. Die Fortpflanzungstätigkeit tritt bei *Unio* im dritten Jahre, bei *Anodonta* im dritten und vierten Jahre ein. Während bei *Anodonta* eine ausgesprochene Fortpflanzungsperiode vorhanden ist, erstreckt sich die Fortpflanzungstätigkeit bei *Unio* auf den ganzen Frühling und Sommer.

Anodonta complanata wird erst im vierten Jahre geschlechtsreif. Der Übertritt der Eier in die Kiemen findet im Juli—August statt. Die Befruchtung geht in den Kiemen vor sich, indem das Weibchen den von dem Männchen ausgestoßenen Samen mit dem Atemwasser aufsaugt. Die Entwicklung der Eier bis zum Glochidium dauert 8 Wochen. Die Glochidien bleiben dann bis zum nächsten Frühjahr in den Kiemen und verlassen das Elterntier erst im Mai—Juni. Sie werden in Form von Schleimfäden ausgestoßen und sinken allmählich zu Boden, wobei sie sich durch Auf- und Zuklappen der Schalen an einem Fisch festzusetzen suchen. Die Dauer des parasitischen Stadiums beträgt gewöhnlich 4 Wochen.

Bei *Unio* werden die Eier zu Anfang des Frühlings in die Kiemen entleert, wo die Befruchtung stattfindet. Die Entwicklung der Eier dauert 4—6 Wochen. Im Juli—August werden die fertigen Glochidien bereits ausgestoßen. Sie bilden kleine Schleimklumpen, die gern von Fischen gefressen werden. Dabei gelangt ein Teil der Glochidien mit dem ausströmenden Atemwasser in die Kiemen, wo sie sich festsetzen können. Unioglochidien findet man daher nur in den Kiemen der Fische. Die Entwicklung des Glochidiums bis zur fertigen Muschel dauert ebenfalls gewöhnlich 4 Wochen.

Die Ergebnisse der Versuche an *Pisidium* sind zu gering, um einen Einblick in diese Verhältnisse zu gewähren. Es scheint, daß die im Frühjahr geborenen Tiere erst im nächsten Frühjahr zur Fortpflanzung kommen.

Bei den *Sphaeriiden* ergab sich ein ziemlich vollständiges Bild der Fortpflanzung. Wie beim Wachstum herrscht auch hier eine große Übereinstimmung, die wiederum nur durch die verschiedenen Größenverhältnisse abgeändert erscheint.

Allgemein kann man sagen, daß die Fortpflanzungstätigkeit beginnt, noch ehe die Tiere ihre volle Größe erreicht haben. Während der Fortpflanzungszeit wachsen sie weiter, erreichen aber nicht immer die volle Größe der Art. Viele sterben schon vorher ab.

Die *Dauer der Fortpflanzungszeit* ist je nach der Jahreszeit verschieden. Im Herbst und Frühjahr ist sie länger als im Sommer, im Winter wird die Gebärtätigkeit ganz eingestellt.

Die *Inkubationszeit*. Die Entwicklung der Embryonen in den Kiemen ist von den äußeren Umständen abhängig. Im Sommer ist sie kürzer, im Winter länger. Sie beträgt bei *Sphaerium rivicola* 2—3 Monate, abgesehen von den Wintermonaten, wo die Entwicklung unterbrochen

wird. Bei den beiden anderen Arten ist sie kürzer, konnte aber nicht so genau ermittelt werden.

In der Abhängigkeit der Inkubationszeit von den Umweltverhältnissen wurde ein weiterer Beweis dafür gesehen, daß das *Verhältnis der Embryonen zum Muttertier* das des Parasiten zum Wirtstier ist. Andererseits findet durch die Austragung der Embryonen in den Kiemen zweifellos Brutpflege statt. Man kann daher sagen: Die Entwicklung der Embryonen in den Kiemen der Elterntiere ist mit einer Brutpflege verbunden, bei der die Jungen sich zu den Eltern verhalten wie Parasit zum Wirtstier.

Die *Zahl der Nachkommen* eines einzelnen Tieres ist, wie schon in meinen früheren Untersuchungen festgestellt wurde, ebenfalls nach den äußeren Verhältnissen verschieden. Für *Sphaerium corneum* ergab sich in Übereinstimmung mit früheren Ergebnissen für das Hafengebiet die mittlere Fortpflanzungsziffer 10, für das reinere Wasser der Oberelbe 23.

Bei *Sphaerium solidum* betrug diese Zahl im Mittel ebenfalls 23, bei *Sphaerium rivicola* 16.

Die *geburtsreife Größe* der Embryonen schwankt in großen Grenzen. Sie beträgt im Mittel bei *Sphaerium rivicola* 4—5 mm, bei *Sphaerium corneum* 2,5—3,5 mm und bei *Sphaerium solidum* 2—3 mm. Es scheint als ob die Jungen im Herbst bei geringerer Größe zur Welt kommen als im Sommer.

Die *gebärfähige Größe*, bei der die jungen Muscheln selbst zum ersten Male Junge zur Welt bringen, erwies sich ebenfalls sehr von den äußeren jahreszeitlichen Umständen abhängig. Bei *Sphaerium corneum* müssen die beiden früheren Angaben darüber zusammengezogen werden. Sie beträgt hier 7—8 mm; bei *Sphaerium solidum* liegt sie zwischen 8 und 9 mm, bei *Sphaerium rivicola* zwischen 13 und 14 mm.

Die *Geburtenfolge*. Nach Erreichen der gebärfähigen Größe nimmt die Gebärtätigkeit zuerst zu, um nach Erreichen eines Maximums wieder abzunehmen. Meist tritt nach dem Ausstoßen der ersten Embryonen eine kleine Pause ein, nach der dann eine zweite Serie von Jungen geboren wird. Entsprechend dem Vorhandensein von mehreren gleich großen Jungen in jeder Kieme werden meistens mehrere Junge auf einmal geboren. Die Anzahl der Tiere in einer solchen Serie beträgt im Mittel 2—4. Im Anfang der Gebärtätigkeit sowie am Ende derselben werden jedoch auch einzelne Junge geboren. Diese Verhältnisse konnten nicht bei allen 3 Arten in gleicher Weise beobachtet werden. Bei dem in den meisten Verhältnissen gleichen Verhalten derselben glaube ich jedoch, in dieser Hinsicht an einer von ihnen gemachte Beobachtungen auf die anderen übertragen zu dürfen.

Die *Lebensdauer* beträgt bei *Sphaerium corneum* und *Sphaerium solidum* $\frac{3}{4}$ — $\frac{5}{4}$ Jahre, bei *Sphaerium rivicola* $1\frac{1}{2}$ —2 Jahre im Durchschnitt.

Die *Generationsdauer* der einzelnen Arten ist von der Lebensdauer sehr verschieden. Die einzelnen Generationen überschneiden sich vielmehr in weiten Grenzen. Die jüngsten Nachkommen der Ausgangsgeneration werden oft erst geboren, wenn die ältesten selbst schon Junge gebären. Für die Dauer der einzelnen Generationen muß man daher mindestens das zweifache der Lebensdauer rechnen. Bei *Sphaerium corneum* und *Sphaerium solidum* erhalten wir daher für die Dauer einer Generation etwa $1\frac{1}{2}$ —2 Jahre, für *Sphaerium rivicola* 3—4 Jahre.

Vergleich der Sphaeriiden. Beim Vergleich der Wachstums- und Fortpflanzungsverhältnisse der *Sphaeriumarten* ergab sich eine fast vollkommene Übereinstimmung, die nur entsprechend der verschiedenen Größe der einzelnen Arten abgeändert erscheint.

Das verschiedene Verhalten von *Sphaerium rivicola* und *Sphaerium solidum* einer- und von *Sphaerium corneum* andererseits gegenüber Abwässereinflüssen konnte aus dem morphologischen Unterschied in der Dicke der Schale verständlich gemacht werden.

Sphaerium solidum erwies sich dadurch entgegen dem äußeren Schein als näher verwandt mit *Sphaerium rivicola* als mit *Sphaerium corneum*.

Es scheint darnach, daß einem verschiedenen biologischen Verhalten zweier Arten morphologische Verschiedenheiten zugrunde liegen, die eine größere Bedeutung haben als es der äußere Augenschein vermuten läßt.

Wenn es auch nicht angeht, dieses Ergebnis ohne weiteres zu verallgemeinern, so scheint es doch geraten, in der Annahme einer nahen Verwandtschaft von sich biologisch sehr verschieden verhaltenden Tieren sehr vorsichtig zu sein. Eine Verschiedenheit in dem biologischen Verhalten zweier nahe verwandt erscheinenden Arten scheint vielmehr darauf hinzudeuten, daß morphologische Unterschiede vorhanden sind, auf Grund deren ihre Verwandtschaft als weiter angesehen werden muß.

Literaturverzeichnis.

1. Apstein, C. (1896): Das Süßwasserplankton. Methode und Resultate der quantitativen Untersuchung. Kiel und Leipzig. — 2. Baer, C. E. v. (1830): Über den Weg, den die Eier unserer Süßwasser-Muscheln nehmen, um in die Kiemen zu gelangen. Arch. Anat. u. Physiol. **7**, 313—352. — 3. Biedermann, W. (1914): Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen. VI. Die Schalen und Gehäuse der Mollusken. In: Handb. d. vergl. Physiol. von Winterstein **3**, 1. Hälfte, T. I, 656 Jena: Gustav Fischer. — 4. Braun, M. (1878): Über die postembryonale Entwicklung unserer Süßwassermuscheln. Ber. physik.-med. Ges. Würzburg, Mai-H., **24** bis 27. — 5. Carus, C. G. (1832): Neue Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte unserer Flußmuschel. Nova Acta Physico Medica Acad. Caes. Leopold. Carol. Naturae Curiosum **16**, 1—87. — 6. Conner, C. H. (1907): The gravid periods of Unio, Nautilus **21**, 87. — 7. (1909): Supplementary notes on the breeding seasons of the Unionidae, Nautilus **22**, 111. — 8. Coker, R. E. (1922): Natural history and propagation of fresh water mussels. Bull. U. S. Bureau of Fisheries **37**, 75 bis 182. — 9. Ford (1927): On the growth of some lamellibranchs in relation to the food supply of fishes. J. Mar. biol. Assoc. U. Kingd. Plymouth **14**, 2, N. s. **13**, 531.

- 10. **Fürth, O. v.** (1903): Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena: Gustav Fischer. — 11. **Gilmoore, R. J.** (1917): Notes on reproduction and growth in certain viviparous mussels of the family Sphaeriidae, Nautilus **31**, 16—30. Boston, Mass. — 12. **Groenewegen, J. A. W.** (1926): Über den Bau und die Entwicklung der Bruttaschen von *Sphaerium rivicola* Lm. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **5**, H. 2, 207—290. — 13. **Harms, W.** (1909): Postembryonale Entwicklungsgeschichte der Unioniden. Zool. Jb. **28**, 325—386. — 14. **Hazay, Jul.** (1881): Die Molluskenfauna von Budapest. III. Biologischer Teil. Zur Entwicklung und Lebensgeschichte der Land- und Süßwassermollusken. Malakozool. Bl., N. F. **4** (1881). — 15. **Hovard, A. D.** (1914): Experiments in propagation of fresh water mussels of the Quadrula group. Appendix IV. Rep. U. S. Comm. of Fisheries. Washington 1913. — 16. **Isely, W.** (1911): Preliminary note on the ecology of the early juvenile life of the Unionidae. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole **20**, 179. — 17. (1914): Experimental study of the growth and migration of fresh water mussels. Appendix III. Rep. U. S. Comm. of Fisheries. Washington. — 18. **Israel, W.** (1910/11): Najadologische Miscellen. Nachrbl. Malakozool. Ges. **42/43**, 10. — 19. (1913): Biologie der europäischen Süßwassermuscheln. Stuttgart: K. G. Lutz. — 19 a. **Korschelt, E.** (1891): Die Entwicklung von *Dreissena polymorpha* Pall. Sitzgsber. naturforsch. Freunde Berl. — 20. **Latter, O. H.** (1891): Notes on *Anodon* and *Unio*. Proc. zool. Soc. Lond. — 21. **Leeuwenhoek, A. v.** (1722): Arcana naturae detecta **2**, epist. 83; **3**, epist. 95 u. 96. Leyden. — 22. **Lefevre, G. and Winterton, C. Curtis** (1910/12.): Studies on the reproduction and artificial propagation of freshwater mussels. Bull. Bur. Fisheries **30**, 109—197. — 23. **Lehmann, R.** (1873): Die lebenden Schnecken und Muscheln der Umgegend Stettins und in Pommern usw. Cassel: Theodor Fischer. — 24. **Leydig, F.** (1866): Mitteilung über den Parasitismus junger Unioniden an Fischen in Noll, Tübingen. Inaug.-Diss. Frankfurt a. M. — 25. **Meisenheimer, J.** (1899): Zur Eiablage von *Dreissena polymorpha* Pall. Forsch.-Ber. Plön **8/9**, 25. — 26. (1900): Entwicklungsgeschichte von *Dreissena polymorpha* Pall. Z. Zool. **69**. — 27. **Ortmann, A. E.** (1909): The breeding seasons of Unionidae in Pennsylvania. Nautilus **22**, Nr 9, 91—95 and Nr 10, 99—103. — 28. **Orton, J. H.** (1926): On the rate of growth of *Cardium edule* Part I. Experimental observations. J. Mar. biol. Assoc. U. Kingd. **14**, Nr 2, N. s. 239. Plymouth. — 29. **Schierholz, C.** (1888): Über Entwicklung der Unioniden. Denkschr. ksl. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **55**, 183—214. — 30. **Schmidt, F.** (1885): Beitrag zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Najaden. Arch. Naturgesch. Jg. **51**, 201—234. — 31. **Schneider, E. R.** (1927): Der Baustil der Muschelschale erklärt durch das Wachstum. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **9**, H. 5, 691. — 32. **Stempell, W.** (1900): Über die Bildungsweise und das Wachstum der Muschel- u. Schneckenschalen. Biol. Zbl. **20**, 595 ff. — 33. **Thiel, M. E.** (1924): Versuch, die Verbreitung der Arten der Gattung *Sphaerium* in der Elbe bei Hamburg aus ihrer Lebensweise zu erklären. Arch. f. Hydrobiol., Suppl. **4**. — 34. (1926): Vorläufige Mitteilung über das Wachstum und die Fortpflanzung von *Sphaerium corneum* L., zugleich eine Entgegnung auf die Ausführungen J. A. W. Groenewegens usw. Mitt. Zool. Staatsinst. u. Zool. Mus. Hamburg **42**. — 35. (1926): Weitere Mitteilungen zur Lebensweise von *Sphaerium corneum* L. Ebenda **42**, 48—90. — 36. (1926): Formwachstumsversuche an *Sphaerium corneum*. Roux' Arch. **108**, H. 1, 87—137. — 37. (1926): Die Vermehrung von *Sphaerium corneum* im Hamburger Hafen. Nachtrag zu Weitere Mitteilungen zur Lebensweise von *Sph. corn.* Mitt. Zool. Staatsinst. u. Zool. Mus. Hamburg **42**, 152—156. — 38. **Weltner, W.** (1891): Zur Entwicklung von *Dreissena polymorpha*, Zool. Anz. Nr 379. — 39. **Zacharias, O.** (1896): Quantitative Untersuchungen über das Limnoplankton. Plöner Forsch.-Ber. IV.

(Aus dem Zoologischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität
zu Münster i. W.)

DIE HISTOLYSE UND HISTOGENESE DER MUSKULATUR VON *PSYCHODA ALTERNATA* SAY.

Von

ELSE SCHMIDT.

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 9. Juli 1928.)

Inhaltsverzeichnis.	Seite
I. Einleitung	117
II. Literatur	118
III. Material und Technik	123
IV. Die larvale Muskulatur	124
1. Der histologische Bau	124
2. Die Histolyse in der Puppe und Imago	127
a) Zerfall der Kopfmuskulatur.	128
b) Zerfall der Thoraxmuskulatur.	129
c) Zerfall der abdominalen Muskulatur.	131
V. Die Histologie der indirekten Flugmuskeln	135
1. Die Histogenese in der Larve und Puppe	135
a) Die Entwicklung der Transformationsmuskeln	135
b) Die Entwicklung der Imaginalstränge	139
2. Der histologische Bau der imaginalen Muskeln	140
VI. Zusammenfassung	141

I. Einleitung.

Die nachstehende Arbeit behandelt die Frage nach den Veränderungen der Muskulatur von *Psychoda alternata* SAY während der Metamorphose. Es wird zunächst der feinere Bau und das Wachstum der Muskeln in der Larve und dann die Histolyse der larvalen Muskeln und die Histogenese der imaginalen Flugmuskeln untersucht.

Die bisherigen Darstellungen über die Muskelmetamorphose der *Dipteren* zeigen erhebliche Unterschiede nicht nur in bezug auf einzelne Gruppen, sondern auch für eine und dieselbe Familie. Da eingehende histologische Untersuchungen über den Zerfall und Aufbau der Muskulatur der *Nematoceren* bisher noch fehlen, lag es nahe, für die Klärung dieser Fragen *Psychoda* heranzuziehen, deren larvale und imaginale Muskulatur bereits topographisch von L. DIRKES (1928) untersucht wurde.

II. Literatur.

Die Untersuchungen über die Muskelmetamorphose der *Dipteren* beginnen 1864 mit den eingehenden und für alle späteren Forschungen grundlegenden Arbeiten WEISMANNs über die Entwicklung der *Dipteren*.

Die histologischen Erscheinungen lassen sich in zwei nebeneinander herlaufende Phasen zerlegen:

I. Eine degenerierende oder *Histolyse*.

II. Eine konstruierende oder *Histogenese*.

1. Histolyse.

WEISMANN konnte mit der zum Teil noch unvollkommenen Technik die entwickelten histologischen Prozesse der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria* nur in ihren Hauptzügen feststellen. „Es findet eine vollständige Auflösung sämtlicher Larvenorgane statt.“ Erst am zweiten Tag, wenn die Puppenschale eine gewisse Festigkeit erlangt hat, beginnt der Zerfall der Muskeln, zunächst in den vorderen, später in den hinteren Segmenten. „Die Muskelbündel verlieren zuerst ihre Querstreifen, während die Kerne noch bestehen bleiben, das Sarkolemm aber sich stellenweise abhebt. Später wandeln sich die Kerne und kontraktile Inhalt in eine feinkörnige Masse um, die durch Reißen des Sarkolemm frei werden.“

Das Zerfallsprodukt bildet mit den zerfallenden übrigen Geweben und Fettkörperlappen einen weißlichen Brei, aus dem allmählich zusammen mit den Fetttropfen kugelige Gebilde entstehen, die sich mit einer Membran umgeben und im Inneren Kerne bilden. Diese „kernbildenden Fettkonglomerate“ nennt WEISMANN „Körnchenkugeln“. „Sie spielen bei dem Aufbau der Gewebe eine große Rolle. Sie sind die Mittelglieder zwischen der formlosen Zerfallsmasse und den Geweben.“

Zu einem ganz anderen Resultat kam WEISMANN 2 Jahre später für *Corethra plumicornis*. „Die Muskeln der Larve gehen in der Hauptsache unverändert in die Puppe über. Zerstört werden nur die Muskeln des Larvenkopfes, die des 12. Segmentes und die des Thorax der Larve.“

Während WEISMANN sich mit der Feststellung der Tatsache zufrieden gab, daß die larvalen Muskeln degenerieren und ihre Zerfallsprodukte die imaginalen Organe aufbauen, stellte GANIN (1877) die Vermutung auf, daß bei der Histolyse der Muskulatur von *Anthomyia amöboide Mesodermzellen* eine aktive Rolle spielen. Wie er im einzelnen den Vorgang darstellt, ist mir nicht bekannt, da mir seine Arbeit über „Materialien zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Insekten“ (russisch) leider unzugänglich war und ich meine Kenntnis seiner Untersuchungen ausschließlich den Referaten HOYERS und der später noch zu erwähnenden Arbeit von VIALLANES entnommen habe. Der Zerfall beginnt mit der Degeneration des Kernes. Die Fibrillenbündel spalten sich längs und quer; die Teilstücke werden immer kleiner, runden sich ab und wandern in die einzelnen Teile der Puppe.

Mit den Untersuchungen METSCHNIKOFFS (1882/83) über die „*Intracelluläre Verdauung der wirbellosen Tiere*“ beginnt der Kampf um das Problem der Muskelhistolyse. Auf der einen Seite stehen die zuerst zu besprechenden Anhänger der Phagocytose, die die Degeneration der Larvenmuskeln durch die verdauende Tätigkeit der Leukocyten erklären, auf der anderen Seite ihre Gegner, die den Phagocyten jegliche zerstörende Tätigkeit absprechen, dazwischen die Autoren, die beide Extreme auszugleichen suchen, indem sie den Leukocyten einen sekundären Einfluß auf die zerfallenden larvalen Muskeln zuschreiben.

KOWALEWSKY (1887) war der erste, der die Histolyse der Muskeln der *Musciden* durch den Eingriff der *Leukocyten* erklärte. Mit der Entwicklung der imaginalen Anlagen im Puppenstadium stellt sich das Wachstum der larvalen Organe ein. „Die Larvenorgane erweisen sich wie jedes inaktiv bleibende Organ als geschwächt. Diese abgeschwächten Gewebe und Organe, die zudem nutzlos und störend für die sich ausbildenden Imagokörper sind, werden von den Phagocyten angegriffen und zerstört.“ Die Leukocyten dringen durch das Sarkolemm ein, zerlegen den Muskel in immer kleinere Sarkolyten, die allmählich ihren Muskelcharakter verlieren, und nehmen sie in wenigen Stunden auf. Die Zerstörung geht, wie auch schon WEISMANN feststellte, von vorn nach hinten vor sich. In den die Muskelfragmente umschließenden Leukocyten haben wir die Körnchenkugeln WEISMANNs vor uns. Die Ursache, daß die Larvenmuskeln nach der Verpuppung von den Phagocyten angegriffen werden, beruht wahrscheinlich in der Abschwächung der nicht mehr funktionierenden Organe.

Mit diesen Resultaten stimmen die Untersuchungen von VAN REES (1889) an *Musca vomitoria* und von LOWNE (1890—95) an *Calliphora erythrocephala* überein. VAN REES hat weiterhin beobachtet, daß mit der Degeneration sämtliche Muskelkerne, die nach KOWALEWSKY von den Leukocyten verzehrt werden, in die Körperflüssigkeit gelangt sind. „Eigentümlich erschien es mir nur, daß in dem Stadium unmittelbar vor dem Angriff der Leukocyten auf die nicht mehr funktionierenden Muskeln oft die Kerne mit dem Protoplasma abgehoben sind, . . . als wollten diese Muskelkörperchen mit Rücksicht auf eine spätere Rolle von der bedrohten Muskelmasse wegflehen, um so der allgemeinen Vernichtung zu entgehen. Eine spätere Verwendung der frühzeitig frei gewordenen Muskelkerne habe ich indessen nicht nachweisen können.“

KELLOGG (1901) kam durch seine Studien an *Blepharoceren* zu ähnlichen Ergebnissen. Die Phagocytose der zerfallenden larvalen Gewebe beginnt schon 3—4 Tage vor dem Puppenstadium. Nach seiner Ansicht ist die Histolyse wegen der im Verhältnis zu anderen niederen Dipteren Gruppen hoch entwickelten larvalen Organe hier so sehr ausgedehnt und durch Leukocyten bewirkt. „The fly in which the histolytic phenomena occupy the longer time is the one in which the histolysis is accompanied by phagocytosis. . . . The phagocytes are the agents or the assisting agents in the more extended and radical histolysis.“

Der eifrigste Verfechter der Phagocytentheorie für die Muskelmetamorphose der *Musciden* ist PÉREZ (1910). Wenn die Leukocyten mit ihren Pseudopodien das Sarkolemm durchbrechen, zeigen die Muskelkerne die ersten Anzeichen einer Degeneration: Die Kernsubstanz verdichtet sich unter Verlust aller Strukturen zu einer kompakten Masse. „C'est le début de la pygnose.“ „Bientôt, sur la face envahie, la substance striée encore tout à fait normale, est maintenant directement à nu sous un revêtement mixte où l'on reconnaît à la fois les leucocytes accumulés, les noyaux musculaires en dégénérescence et quelques fragments de coagulum représentant le sarcoplasme.“ Das Sarkoplasma verschwindet allmählich. PÉREZ glaubt, „que l'on peut trouver ici un premier exemple de la résorption phagocytaire.“ Die Leukocyten zerlegen die kontraktile Substanz in Sarkolyten und nehmen die kleinen Teilstücke und die degenerierenden Kerne auf.

VIALLANES (1882) bestreitet als erster durch seine Untersuchungen an *Musca*, *Eristalis* und *Stratiomys* die zerstörende Tätigkeit der Phagocyten bei der Muskelhistolyse. „Cette destruction s'effectue suivant deux modes: l'un caractérisé par la prolifération du noyau, c'est ce que j'appelle l'histolyse par une évolution régressive; l'autre, au contraire, par la dégénérescence et la mort de ce même noyau. C'est ce que j'appelle l'histolyse par dégénérescence.“

Die Histolyse durch „évolution régressive“ ist durch folgende Vorgänge cha-

rakterisiert: Die Muskelkerne werden sphärisch; jeder von ihnen umgibt sich mit einer protoplasmatischen Schicht, wird eine Zelle, die VIALLANES „cellule musculaire“ nennt. Diese erzeugen eine große Anzahl anderer Elemente, die „granules roses“, die sich lebhaft teilen. Die kontraktile Substanz verschwindet vor dem Austreten der neuen Elemente und dient ihnen gleichsam als Nahrung. Wenn sich die kontraktile Substanz gänzlich aufgelöst hat, breiten sich die „granules roses“ in der Leibeshöhle aus.

Die Histolyse durch „*dégénérescence*“ zeigt ein allmähliches Auflösen des Nucleus und der kontraktilen Substanz.

KELLOGG (1901) beobachtete an *Holorusia rubiginosa*: „The degeneration or histolysis of the larval tissues of *Holorusia* is accomplished without the interference of phagocytes“, während er, wie vorher schon erwähnt wurde, für *Blepharocera*, auch eine niedere Dipterengruppe, die Phagocytentheorie unterstützt.

HÄNSEL (1913) lehnt ebenfalls für *Pachygaster* die Tätigkeit der Leukocyten beim Zerfall der larvalen Muskulatur vollständig ab. Eine Phagocytose „ist schon deswegen ausgeschlossen, weil in der Leibeshöhlenflüssigkeit außer den indifferenten Zellen an der Basis der Imaginalscheiben überhaupt keine geformten Elemente vorkommen.“ Eine Gesetzmäßigkeit liegt beim Zerfall nicht vor. Die Muskelfasern werden durch Risse oder einschneidende Muskelkerne gespalten, verwandeln sich in eine feinkörnige Masse und liefern das Baumaterial für die neu entstehenden Organe. „Die imaginalen Anlagen müssen wachsen, das Material hierzu bietet zunächst die sich auflösende Masse der larvalen Muskeln. — Das Wachstum der Histoblasten vollzieht sich nun schneller als die Histolyse der Larvenmuskeln. Um die nötige Nahrung zu erhalten, beschleunigen die imaginalen Stränge die Histolyse einiger Larvenmuskeln dank der ihnen anscheinend zukommenden Fähigkeit, gewebsauflösend zu wirken. Und zwar suchen sie sich zu diesem Zweck diejenigen Muskeln aus, welche ihrem Wachstum am meisten im Wege sind, so sich gleichzeitig Baumaterial und Platz schaffend. Ob diese Hypothese im ganzen Umfang haltbar ist, lasse ich dahin gestellt sein.“

Nach VANEY (1902) spielen bei der Muskelhistolyse von *Gastrophilus* die Phagocyten eine vermittelnde Rolle, indem sie nur die schon degenerierenden Teile angreifen, um den Zerfall zu beschleunigen.

2. Histogenese.

Parallel der Histolyse verläuft der Prozeß der Histogenese. Die imaginalen Flugmuskeln bauen sich in der Puppe in demselben Verhältnis auf, wie die larvalen Muskeln zerfallen. Alle Autoren stimmen darin überein, daß in den sich entwickelnden indirekten Flügelmuskeln der *Dipteren* in einer homogenen oder feinkörnigen Grundsubstanz *Myoblasten* entstehen, die bei der Bildung der imaginalen Muskulatur eine wesentliche Rolle spielen. Woher aber die Myoblasten ihren Ursprung nehmen, wie und wann überhaupt die Anlage der Muskeln als Neu- bzw. Umbildungen entstehen, darüber gehen die Ansichten wieder weit auseinander.

WEISMANN (1864), der auch auf diesem Gebiet die Basis für alle späteren Forschungen legte, nimmt für *Musca* eine Neubildung der imaginalen Muskeln aus larvalen Zerfallsprodukten, für *Corethra* eine Umbildung aus besonders angelegten Zellsträngen an. Bei *Musca* findet im Puppenstadium zwischen den vorher schon zur Sprache gekommenen „Körnchenkugeln“ nach bestimmten Richtungen hin eine Anziehung statt, so daß sie sich zu Strängen gruppieren. Aus jeder Körnchenkugel entstehen viele kleine Zellen, und jede so entstandene Zellenmasse umgibt sich mit einem Sarkolemm. Diese kleinen Zellen sind identisch den später noch zu besprechenden *Myoblasten* der anderen Autoren; sie entstehen also aus larvalen Zerfallsprodukten. Sie ordnen sich in Längsreihen an und sind durch

homogene Grundsubstanz voneinander getrennt, die fortdauernd zunimmt und allmählich eine schwache Längsstreifung, die erste Andeutung der Spaltung in Fibrillen, zeigt. In der weiteren Entwicklung zerfällt der Muskel in Bündel und verliert das Sarkolemm wieder. „Die Musciden besitzen überhaupt im ausgebildeten Zustand keine Primitivbündel in ihren Flügelmuskeln; es sind nur parallel nebeneinander gelegene, hüllenlose Stränge von Fibrillen, die lediglich durch die Tracheen und durch die Kohäsion zwischen den einzelnen Fibrillen zusammengehalten werden.“

Ganz ähnlich ist nach VIALLANES (1882) die Histogenese der Flugmuskulatur für *Musca*, *Eristalis* und *Stratiomys*. Die strangartige Muskelanlage läßt eine periphere, stark lichtbrechende, homogene Grundsubstanz mit sehr vielen eingelagerten „cellules muscologènes“ und die zentrale „masse musculaire“ als Anlage der sechs Muskelbündel unterscheiden. Der innere Teil entwickelt sich zur kontraktile Substanz; die Kerne der muskulogenen Zellen liefern die späteren Muskelkerne. „A mesure, qu'elle (la masse musculaire) s'étend vers la périphérie, la substance contractile englobe les cellules muscologènes qu'elle rencontre. Celles-ci se disposent au sein de la masse contractile avec une grande régularité, comme le sont chez l'adulte les noyaux intercolumnaires; chacune d'elles devient, en effet, un de ces noyaux. Plus tard, la substance fondamentale non transformée en substance contractile et les cellules muscologènes qui n'ont point été englobées par les faisceaux, disparaissent complètement et sont résorbées.“ Der Ursprung der „cellules muscologènes“ unterstützt durchaus die WEISMANNsche Theorie: Die Zellen lassen durch auffallende Ähnlichkeit mit den durch die Histolyse aus dem Fettgewebe entstehenden „granules“ auf einen genetischen Zusammenhang mit diesen schließen. VIALLANES führt also die als *Myoblasten* anzusprechenden Zellen auf *larvale Zerfallsprodukte* zurück.

Für *Corethra* weist WEISMANN (1866) die Anlagen der thorakalen Längs- und Dorsoventralmuskeln der Imago als feine blasse, schon in der Larve besonders angelegte Stränge nach. „Die der Imago eigentümlichen Thorakalmuskeln sowie einige weiteren Abdominalmuskeln entwickeln sich in der letzten Larvenperiode aus indifferenten, im Ei angelegten Zellsträngen.“ Über die Histogenese sagt WEISMANN wenig. In einer homogenen Grundsubstanz sind kleine Kerne eingebettet. Bevor sich die Kerne zu Säulen anordnen und sich die Grundsubstanz in kontraktile Substanz umwandelt, vermehren sich die Muskelanlagen durch Längsspaltung. Ob und wann das Sarkolemm auftritt, hat WEISMANN nicht feststellen können. Von Bedeutung ist, daß die Kerne, die *Myoblastenkerne* der späteren Autoren, *schon in der Larve in besonders angelegten Strängen entstehen*.

Auch HÄNSEL (1913) stellte für *Pachygaster* die Bildung der *imaginalen Muskeln aus besonders angelegten Zellsträngen* fest, die sich in der Larve im wesentlichen jederseits aus drei dorsalen Ästen, einem medialen, mittleren und lateralen Ast, zusammensetzen, „die an mehreren Stellen sich vereinigen, um, wieder zu zwei Strängen gesondert, an verschiedenen Stellen der Beinscheibe zu inserieren“. In einer zuweilen schwache Längsstreifung zeigenden protoplasmatischen Grundsubstanz liegen sehr viele kleine Kerne eingebettet. Außer diesen Strängen, die sich noch weiterhin verzweigen, beteiligt sich auch dorsale, longitudinale und dorsoventrale Muskulatur an der Bildung der imaginalen Flugmuskeln. Die histologischen Vorgänge bei der Relation zwischen den Strängen und Transformationsmuskeln sind äußerst fragwürdig: Ein Strang wächst auf den Muskel zu; das Sarkolemm verschmilzt an dieser Stelle mit dem Strang, und durch die offene Verbindung dringen die imaginalen Myoblasten in den Muskel ein. Aus der unklaren Darstellung HÄNSELS ist es nicht ersichtlich, wie sich aus den Strängen und Transformationsmuskeln die 14 Imaginalmuskeln bilden. Durch Degene-

ration der übrigen Larvalmuskeln gehen nicht alle Kerne zugrunde. Bestimmte larvale Kerne werden durch Teilung zu imaginalen Kernen, zu Myoblastenkernen, reihen sich den imaginalen Strängen ein und haben auch so Anteil an der Bildung der Flugmuskulatur. HÄNSEL spricht den Myoblasten eine histolytische Fähigkeit zu und stützt diese Auffassung durch seine Beobachtungen, „daß 1. das Sarkolemm der Transformationsmuskeln, 2. die Kernmembran der sich teilenden Larvenmuskelkerne an der Stelle zuerst verschwindet, wo die imaginalen Myoblasten sie zuerst berühren, 3. die kontraktile Substanz der Transformationsmuskeln in demselben Maße aufgelöst wird, wie die Myoblasten in sie eindringen. Tatsächlich ist also nur das räumliche und zeitliche Nebeneinander einer beschränkten Histolyse und der Myoblasten, hypothetisch dagegen der Kausalnexus“. *Die Myoblastenkerne entstehen also teils als solche schon in der Larve, teils durch Teilung von larvalen Kernen in der Puppe.* Im späteren Puppenstadium werden die Myoblasten zu Myocyten. Die kontraktile Substanz besteht aus feinen Säulchen und läßt kaum eine Querstreifung erkennen.

Nach KÜNCKEL D'HERCULAIS (1875) und GANIN (1877) bilden sich die *imaginalen Muskeln aus bestimmten Zellansammlungen in den Imaginalscheiben der Larve.* KÜNCKEL nahm *Volucella* als Untersuchungsobjekt. „Les histoblastes ne sont point seulement les rudiments des téguments et des appendices, certaines cellules, qu'ils renferment sont les germes des nouveaux muscles.“ Wie sich aber die Zellen aus den Imaginalscheiben entwickeln, hat er nicht angegeben. Die ursprünglich elliptischen Zellen haben einen großen Kern, werden länger, nehmen Spindelform an, und erhalten an jedem Pol einen langen Fortsatz: „La transformation de chaque cellule en une fibrille est déjà manifeste.“ Die Kerne vermehren sich, ohne Größe und Form zu ändern. Später entstehen in dem vom Sarkoplasma umgebenen Muskelsäulchen in longitudinalen und transversalen Reihen viele kleine abgerundete Kerne, die Myoblasten oder Sarkoplasten. „Le sacolemm est une forme de tissu conjonctif, les myoplastes sont les centres de formation du périnysum et ne jouent aucun rôle dans la genèse des muscles, le tissu qui renferme les myoplastes n'est encore qu'une forme du tissu conjonctif.“ Wenn die Fibrille ihre definitive Länge erreicht hat, verschwinden die Myoblasten, während die ursprünglichen Kerne bestehen bleiben. Es ist ein Mangel dieser Arbeit, daß der *Ursprung der Myoblasten nicht festgestellt wurde.*

LOWNE (1890—95) kam durch seine Untersuchungen an *Calliphora* zu einem ähnlichen Ergebnis. *Die imaginalen Muskeln entstehen aus Zellsträngen, deren Elemente aus den Imaginalscheiben einer jungen Puppe hervorgehen.* Histologische Einzelheiten gibt LOWNE nicht an: „The new muscles neither originate from the nuclei of the old ones, nor in their substance by the transformation of existing muscle tissue. They are developed in every case from cells which grow from the discs themselves, and the parablast which surrounds these cells forms at most a connective reticulum in which the muscles lie — a connective reticulum which, like the connective tissues generally, is, therefore, of parablastic origin.“

VAN REES und PÉREZ stellten die *Genese der Flugmuskulatur aus persistierenden larvalen Muskeln* fest. Von den dorsalen Muskeln des Mesothorax transformieren sich drei Paar unter zeitweiligem Verlust der Querstreifen zu spezifischen imaginalen Thoraxmuskeln.

VAN REES (1889) beobachtete an *Musca*, daß während der Metamorphose die vorher peripheren Kerne sich zentral lagern, die kontraktile Substanz und das Sarkoplasma sich zu einer feinkörnigen Masse vermischen. Allmählich treten neben den Muskelkernen kleinere, sich schnell vermehrende und sich später longitudinal anordnende Kerne auf, die VAN REES für *Teilungsprodukte der großen larvalen Muskelkerne* hält. Durch einwandernde Mesenchymzellen werden die einzelnen Muskeln in Längsstränge zerlegt.

Nach PÉREZ (1910) sind bei *Calliphora erythrocephala* die den späteren kleinen Imaginalkernen homologen *Myoblasten embryonale, mesodermale* Zellen, die von Anfang an ihre Selbständigkeit haben und nicht aus der Epidermis ausgewandert sind. Im Larvenstadium liegen sie noch außerhalb der Muskeln. Wenn während der Metamorphose die Muskeln allmählich ihre fibrilläre Struktur und Querstreifen verlieren und sich in homogene Plasmamassen verwandeln, dringen die Myoblasten ein, verschmelzen mit den Plasmasträngen und verlieren so ihre celluläre Individualität. Über das Schicksal der larvalen Kerne gibt PÉREZ keine bestimmten Angaben, einzelne Kerne sind noch bei der Imago zu finden.

JUSBASCHJANZ (1910) kam durch seine Untersuchungen an *Stratiomyiden* zu dem Ergebnis, daß sich im Thorax die *imaginalen Dorsalmuskeln auf Larvenmuskeln, die Dorsoventralmuskeln auf embryonal angelegte, besondere Zellstränge zurückführen lassen*. Im Gegensatz zu den *Musciden* treten bei den *Stratiomyiden* schon im Larvenstadium in den transformierenden Muskeln Neubildungen auf. In dem Maße, wie die kontraktile Substanz allmählich verschwindet, bildet sich eine protoplasmatische Masse mit vielen *Myoblastenkernen, die durch multiple Teilung der Muskelkerne entstanden sind*, und zwar sind „in umgewandelten Muskeln zwei Arten von gleich großen Kernen auseinanderzuhalten: erstens solche, die auch in späteren Stadien erhalten bleiben, und die . . . bei der Neubildung der kontraktilen Substanz eine wichtige Rolle spielen; diese kann man als imaginale Myoblastenkerne bezeichnen; zweitens solche, die degenerieren und allmählich verschwinden“. Die Frage, wodurch das verschiedenartige Verhalten der aus großen Muskelkernen hervorgehenden Myoblastenkerne bedingt ist, läßt JUSBASCHJANZ offen. Die Dorsoventralstränge bestehen in dem jüngsten Larvenstadium aus einer homogenen Masse mit großen Kernen, die durch Teilung die Kerne der Myoblasten erzeugen. Von diesem Stadium an ist der Entwicklungsvorgang gleich dem der Dorsalmuskeln.

Für *Psychoda* hat L. DIRKES (1928) festgestellt, daß sich vier Paar dorsaler „*Transformationsmuskeln*“ im Mesothorax, sechs Paar „*Imaginalstränge*“, und zwar ein Paar im Prothorax, drei Paar im Mesothorax, zwei Paar im Metathorax zu imaginaler Muskulatur umbilden. Ich komme später noch auf diese Arbeit zurück. Wie sich hier im einzelnen die Vorgänge bei der Histogenese abspielen, zeigt nachstehende Untersuchung.

III. Material und Technik.

Als Untersuchungsmaterial diente *Psychoda alternata* SAY, deren Eier, Larven und Puppen in Küchenabwässern gefunden und in flachen Glaschalen selbst im Winter ohne Schwierigkeiten weiter gezüchtet werden konnten.

Die Untersuchung wurde nur an Schnittserien vorgenommen.

Als bestes *Fixierungsmittel* stellte sich das HENNINGSche Gemisch heraus: 6 Teile gesättigter, wässriger Pikrinsäure; 8 Teile 0,5%iger Chromsäure; 12 Teile in 60%igem Alkohol gesättigten Sublimats; 21 Teile absoluten Alkohols; 8 Teile — bei jungen Larven nur 3 Teile 25%iger Salpetersäure. Zweckmäßig setzt man zur besseren Fixierung der Zellkerne noch 0,5% Eisessig zu. Um ein genügendes Eindringen der heiß angewandten Fixierungsflüssigkeit zu ermöglichen, wurden die Objekte sofort nach dem Übergießen angeschnitten und 8 Stunden in dem HENNINGSchen Gemisch gelassen. Nach Istündigem Auswaschen in

40%igem Alkohol wurden sie auf 14 Stunden in 60%igen Jodalkohol gebracht und in 5 Stunden allmählich die steigende Alkoholreihe (in absolutem Alkohol 20 Minuten) heraufgeführt. Es ergaben sich gute Ergebnisse beim Schneiden mit dem Mikrotom, wenn die Objekte über Chloroform in Paraffin eingebettet wurden, und zwar kamen sie auf 20 Minuten in absoluten Alkohol + Chloroform, 20 Minuten in reines Chloroform, 3—4 Stunden in Chloroform + Paraffin, 12 Stunden oder etwas länger in reines Paraffin.

Die 5μ dicken Schnitte wurden teils mit Hämatoxylin DELAFIELD-Eosin, teils mit Hämatoxylin HEIDENHAIN gefärbt, wodurch klare Plasma- und Membran- bzw. Kern- und Fibrillenstrukturen erzielt wurden. Bei der Färbung mit Hämatoxylin DELAFIELD-Eosin kamen die Schnitte auf 2 Minuten in Hämatoxylin-DELAFIELD und auf 10 Sekunden in 0,1%ige wässrige Eosinlösung. Bei der Hämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN wurden die Schnitte auf 12 Stunden in einer 2,5%igen, wässrigen Eisenalaunlösung gebeizt und nach kurzem Abspülen in Aqua destillata 24 Stunden in einer gereiften 0,5%igen Hämatoxylinlösung gefärbt; Schnitte junger Larven kamen nur für $\frac{1}{4}$ Stunde in eine 1%ige, wässrige Eisenalaunlösung und für $\frac{1}{2}$ Stunde in eine gereifte 0,75%ige Hämatoxylinlösung. Dann wurden die Schnitte in der zum Beizen benutzten Eisenalaunlösung differenziert und 1 Stunde in oft gewechseltem Leitungswasser gut ausgewaschen.

IV. Die larvale Muskulatur.

1. Der histologische Bau.

Die Untersuchungen beziehen sich zunächst auf die Histologie und das Wachstum der Muskeln in der Larve, die bei der Metamorphose zerfallen und deshalb als „*larvale*“ Muskeln bezeichnet werden, d. h. aller Muskeln mit Ausnahme der von L. DIRKES festgestellten vier Paar Transformationsmuskeln im Mesothorax, auf die später näher eingegangen werden soll.

Im *größeren histologischen Bau* stimmen die Muskeln des Kopfes mit denen des Thorax und Abdomens überein.

Jeder Muskel ist ein Syncytium von vielen miteinander verschmolzenen Muskelzellen und besteht nicht — wie wir weiter unten bei den imaginalen Flugmuskeln sehen werden — aus mehreren Muskelbündeln, sondern *jeder larvale Muskel ist ein einziges Muskelbündel*. Die periphere Hülle, das *Sarkolemm* (Abb. 1 und 2 *sl*), umschließt das Sarkoplasma (*sp*), dem die kontraktile, deutlich quergestreifte Elemente und die Kerne (*kl*) eingelagert sind. Die Querstreifung wird durch eine „protoplasmatistische Metamerie“, d. h. durch das regelmäßige Alternieren der isotropen und anisotropen Querscheiben *der einzelnen Fibrillen* hervorgerufen (Abb. 2 b).

MÜNCH (1903) vertritt demgegenüber die Ansicht, daß das Muskelbündel ein unteilbares Ganzes sei, und die einzelnen kontraktile Muskelsegmente nicht in den Fibrillen zu suchen seien, „sondern in dem Gesamtgebilde, zu dem diese Bruchstücke das Baumaterial darstellen: das eigentliche kontraktile Prinzip ist die anisotrope Scheibenspirale, die durch doppelte anisotrope Kräfte in ihrer Lage festgehalten, die Faser durchwindet“. Die Irrtümlichkeit dieser Auffassung zeigt sich besonders deutlich bei der später noch zu besprechenden Histolyse (vgl. Abb. 3 b und 4 b, c, d).

In der Muskelhistologie werden die isotropen und anisotropen Querscheiben mit den Symbolen *I* und *Q* bezeichnet (vgl. Abb. 1 und 2). Es ist eine interessante Erscheinung, daß die *I*- und *Q*-Glieder — letztere nur bei den larvalen Muskeln des Thorax und Abdomens — durch die „Inophragmen“ weitere Differenzierungen erfahren; und es mag jetzt schon darauf hingewiesen sein, daß diese bei den indirekten Flugmuskeln der Imago nicht zu verzeichnen sind (vgl. S. 140, Absatz 5 und Abb. 8 b). Es sind feine Membranen, die als Telophragmen oder Symbol *Z* (KRAUSEsche Grundmembran) die *I*-Scheiben, als noch zartere Mesophragmen oder Symbol *M* (Mittelmembran) die *Q*-Scheiben je halbieren. Die *I*- und *Q*-Glieder gehören ausschließlich den Fibrillen an; die *Z*- und *M*-Streifen sind einerseits Differenzierungen der Fibrillen, andererseits durchschneiden sie die sarkoplasmatischen Interstitien der einzelnen Fibrillen (Abb. 2 b).

Welche Aufgabe die Inophragmen haben, ist noch nicht eindeutig festgestellt. Nach HEIDENHAIN sichern sie zunächst „dem Muskel eine gewisse Strukturfestigkeit. Fibrillen und Membranellen bilden mithin in erster Linie in ihrer Gemeinschaft eine mechanisch leistungsfähige Plasmaarchitektur“. — Die Richtigkeit dieser Vermutung dürfte aber

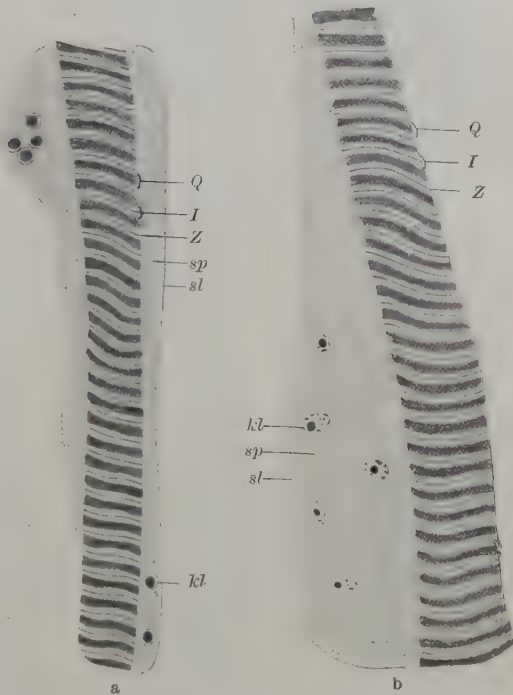


Abb. 1. Längsschnitt durch den Kopfmuskel: a einer jungen, b einer mittellalten Larve.

sehr fraglich sein, da doch den später noch zu besprechenden indirekten Flugmuskeln von *Psychoda*, die wegen ihrer weit größeren Arbeitsleistung auch einer größeren Strukturfestigkeit als die Larvenmuskeln bedürfen, die Inophragmen fehlen (vgl. S. 140, Absatz 5 und Abb. 8 b).

Die larvalen Muskeln — ihr Querschnitt schwankt zwischen rundlicher und elliptischer Gestalt — sind „typisch“: Die zwischen die kontraktile Elemente eingeschaltete sarkoplasmatische Substanz ist gering;

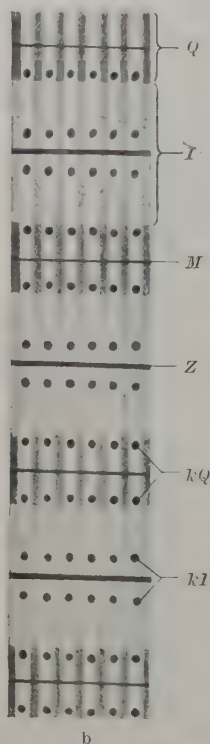
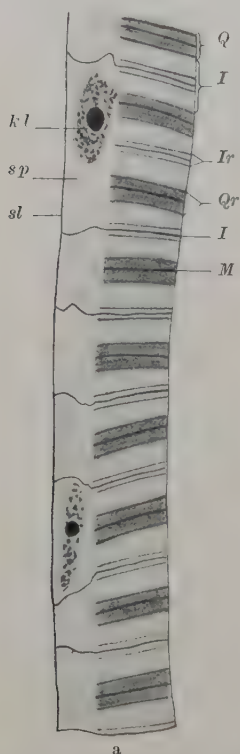


Abb. 2. a Längsschnitt durch die Thoraxmuskulatur einer mittleren Larve; b durch einen Teil der kontraktile Substanz (schematisiert).

die Fibrillen hängen daher fest zusammen und rufen so im larvalen Muskel eine deutlichere Querstreifung hervor als im „atypischen“ Transformationsmuskel (vgl. S. 140, Absatz 3 und Abb. 8 b). Jedoch hat das Sarkoplasma zwischen kontraktile Substanz und Sarkolemm häufig mächtige lokale Ansammlungen (vgl. Abb. 1 und 2 a, sp), in denen in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen die großen Muskelkerne (kl) eingebettet liegen. Die Kerne vermehren sich nur in sehr jungen Stadien, liegen dann dicht gedrängt zusammen (Abb. 1 a) und verteilen sich später über den ganzen Muskel (Abb. 1 b). Auf welche Weise sich die Kerne vermehren, konnte nicht mit

Bestimmtheit festgestellt

werden. Häufig liegen zwei Kerne sehr nahe nebeneinander, so daß wohl mit Sicherheit auf einen genetischen Zusammenhang zwischen beiden geschlossen werden kann. Mit dem Wachstum der Muskeln nehmen die Kerne in demselben Verhältnis an Größe zu, wie ihr Nucleolus an Größe abnimmt.

Im feineren histologischen Bau sind zwischen Kopfmuskulatur einerseits, Thorax- und Abdominalmuskulatur andererseits erhebliche Unterschiede.

Die breiteren Muskeln des Kopfes werden durch Hämatoxylin-Eosin schwach gefärbt und haben eine enge Querstreifung; die isotropen (I)

und anisotropen (*Q*) Querscheiben haben dieselbe Breite (Abb. 1). Ihr Sarkoplasma (*sp*) ist körnig strukturiert und ist schon bei sehr jungen Larven mächtig entwickelt. Eine auffallende Erscheinung sind in jüngeren Larven die sarkoplasmatischen Ausbuchtungen (Abb. 1 a), in denen sich in der Regel die kleinen und rundlich geformten Muskelkerne (*kl*) vor ihrer Ausbreitung über den ganzen Muskel vermehren. In sehr jungen Stadien fehlt das Sarkolemm (*sl*) und ist auch später nur als sehr dünne Lamelle zu erkennen.

Die schmalere Muskulatur des Thorax und Abdomens ist breiter quergestreift (Abb. 2) — *I* ist doppelt so breit wie *Q* — und durch Hämatoxylin-Eosin stärker färbbar als die Kopfmuskulatur. In jungen Larven ist das Sarkoplasma (*sp*) kaum entwickelt, vermehrt sich proportional dem Wachstum der Muskeln und nimmt in älteren Stadien den gleichen Raum ein, wie die kontraktile Elemente. Es ist eine von den Telophragmen (*Z*) kontinuierlich durchsetzte klarhelle Substanz mit faseriger Struktur. Die Kerne (*kl*) sind entschieden größer als die der Kopfmuskulatur und verschieden geformt, haben durchschnittlich elliptische Gestalt. Sie liegen gewöhnlich mit ihrer Längsachse in der Richtung des Muskels. Das Sarkolemm ist schon in sehr jungen Stadien vorhanden.

Ein wesentlicher Unterschied zur Muskulatur des Kopfes (Abb. 1) ist das Vorhandensein der *Sarkosomen* („interkolumnäre Granula“) (Abb. 2 b, *kJ* und *kQ*), deren Bedeutung strittig ist; HOLMGREN, ARNOLD und HEIDENHAIN fassen sie als Stoffwechselorganellen auf. Da die bei der Muskeltätigkeit verbrauchten Stoffe wahrscheinlich Fette und Kohlehydrate sind, nimmt HEIDENHAIN an, „daß die Speicherung der Kohlehydrate zu den typischen Funktionen der interstitiellen Körner gehört“. Sie liegen in den sarkoplasmatischen Interstitien und werden je nach ihrem topographischen Verhältnis zur isotropen und anisotropen Querscheibe als *I*- bzw. *Q*-Körner bezeichnet. Von Bedeutung ist der Nachweis der Existenz der *Q*-Körner in den Larvenmuskeln von *Psychoda*, da sie bisher bei den *Insekten* nur in den Flugmuskeln der Imago festgestellt worden sind.

2. Die Histolyse in der Puppe und Imago.

Kurz nach der Verpuppung tritt die Zerstörung der larvalen Muskeln ein. Zwar sind die Vorgänge bei der Histolyse im Kopf, Thorax und Abdomen im einzelnen verschieden, im Prinzip sind sie dieselben: *Die larvalen Muskeln zerfallen „durch selbständige Degeneration“* (KARAWAIEW: Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*, 1888), schaffen Platz für die sich entwickelnden imaginalen Organe und dienen ihnen zur Ernährung. Gleich zu Beginn des Zerfalles sind große Mengen von geformten einzelligen Elementen im Kopf und Thorax vorhanden, sie lagern sich auch häufig dicht gedrängt den Muskeln an; doch dringen sie weder in die degenerierenden Muskeln ein, noch spielen sie eine sekundäre

Rolle bei der Histolyse. Die Auflösung der Muskeln vollzieht sich auf chemischem Wege ohne äußere Einflüsse, im Kopf und Thorax plötzlich, im Abdomen ganz allmählich und endet daselbst erst im mittleren Imago-stadium. Die Histolyse beginnt im Kopfe und schreitet allmählich nach hinten vor. Wenn die Kopfmuskeln schon ganz zerfallen sind, weist der Metathorax noch vollständig erhaltene Muskeln auf.

a) Zerfall der Kopfmuskulatur.

Während des Auflösungs Vorganges zerfallen die Muskeln in immer kleiner werdende *Sarkolyten* von stets abgerundeter Form; die größeren

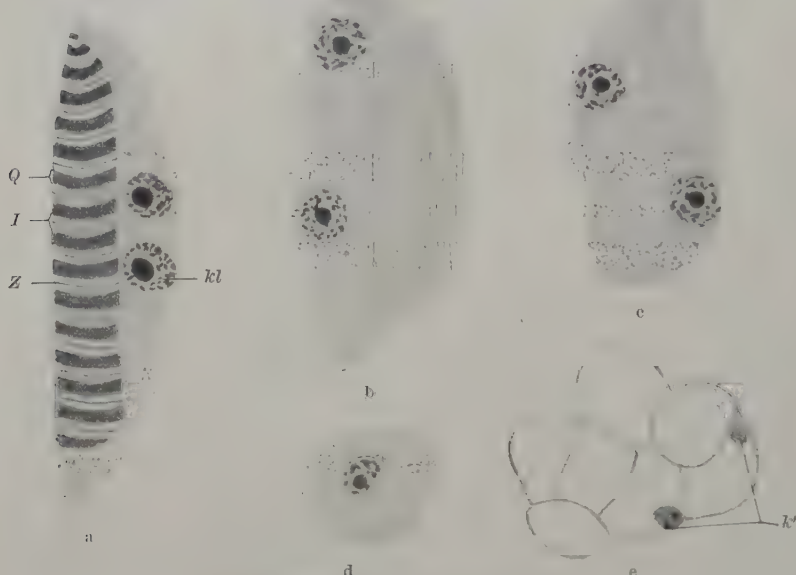


Abb. 3. Zerfallende Kopfmuskulatur.

sind ellipsoidähnlich und haben mehrere Kerne; die kleineren sind beinahe kreisrund und haben als Endstadium je einen Kern, der noch die ursprüngliche Größe, den Nucleolus und das Chromatin aufweist.

1. *Stadium*: Die Muskeln sind durch Hämatoxylin-Eosin heller gefärbt. Bei Färbung mit Hämatoxylin HEIDENHAIN verlieren die Kerne ihre grau-blaue Farbe und nehmen die hellbraune der kontraktile Substanz an; im übrigen behalten sie ihr früheres Aussehen bei.

2. *Stadium*: Kurz darauf setzt die Spaltung der Muskeln in die Sarkolyten ein (Abb. 3 a). Die Sarkolyten besitzen in diesem Stadium noch typische Querstreifung (I und Q) und die Telophragmen (Z) (vgl. Abb. 1) verlieren aber schon zum größten Teil das Sarkolemm. Das in der Larve

(Abb. 1) grob gekörnte Sarkoplasma nimmt eine feinkörnige Struktur an. (Es ist zu beachten, daß Ab. 3 a stärker vergrößert ist als Abb. 1.)

3. *Stadium*: Zunächst werden die *I*- und *Q*-Glieder blasser und verschwinden allmählich, wie es an den entsprechenden Zerfallstadien der Thorax- und Abdominalmuskulatur in den Abb. 4 b und 4 c zu erkennen ist, nur mit dem Unterschied, daß im Thorax und Abdomen die Telophragmen (*Z*) länger als die isotropen und anisotropen Querscheiben bestehen bleiben. Durch den Verlust der Querstreifung treten die einzelnen Fibrillen deutlicher hervor (Abb. 3 b), liegen aber nicht mehr so regelmäßig zusammen wie im funktionierenden Kopfmuskel (vgl. Abb. 1).

4. *Stadium*: Die Fibrillen zerfallen in eine feinkörnige Substanz (vgl. die entsprechende Abb. 4 d für die Thoraxmuskulatur), die sich mit dem degenerierenden Sarkoplasma vermischt (Abb. 3 c). In den letzten Stadien nehmen die feinkörnigen Sarkolyten (Abb. 3 d) eine großmaschige Struktur an (Abb. 3 e) und lösen sich allmählich auf. Gleichzeitig treten die ersten Zerfallserscheinungen der Kerne (*k'*) auf: Sie verlieren zuerst den Nucleolus und das Chromatin und werden allmählich blasser, um schließlich ganz zu zerfallen.

Die Zerfallsprodukte der larvalen Kopfmuskulatur liegen sehr nahe den im Puppenstadium schnell wachsenden Imaginalscheiben und Cerebralganglien, lösen sich proportional deren Wachstum auf und dienen daher wohl mit Sicherheit ihrem Aufbau.

b) Zerfall der Thoraxmuskulatur.

Oggleich die Thoraxmuskeln im feineren histologischen Bau vollständig mit den abdominalen Muskeln übereinstimmen, zeigt ihre Degeneration größere Ähnlichkeit mit der der Kopfmuskulatur.

1. *Stadium*: Die zerfallende thorakale Muskulatur nimmt im Verhältnis zu den sich auflösenden abdominalen Muskeln durch Hämatoxylin-Eosin eine viel blässere Farbe an. Die Kerne haben noch dieselbe Größe und Form, den Nucleolus und das Chromatin; ihre durch Hämatoxylin HEIDENHAIN graublaue Farbe wird durch die hellbraune — wie sie die kontraktile Substanz aufweist — ersetzt.

2. *Stadium*: Gleich zu Beginn des Zerfalles der Muskeln in Sarkolyten (Abb. 4 a) verschwindet das Sarkolemm größtenteils. Das Sarkoplasma verliert plötzlich die faserige Struktur und verwandelt sich in eine feinkörnige Masse, die dunkler gefärbt ist als die zerfallende kontraktile Substanz.

3. *Stadium*: Der Vorgang des Fibrillenzerfalles zeigt große Übereinstimmung mit dem der Kopfmuskulatur (vgl. S. 129, 3. Stadium). Die Fibrillen zeigen eine immer blasser werdende Querstreifung (Abb. 4 b) und verlieren sie schließlich ganz (Abb. 4 c), wobei die Telophragmen (*Z*) am längsten bestehen bleiben. Die Fibrillen hängen nur noch locker zu-

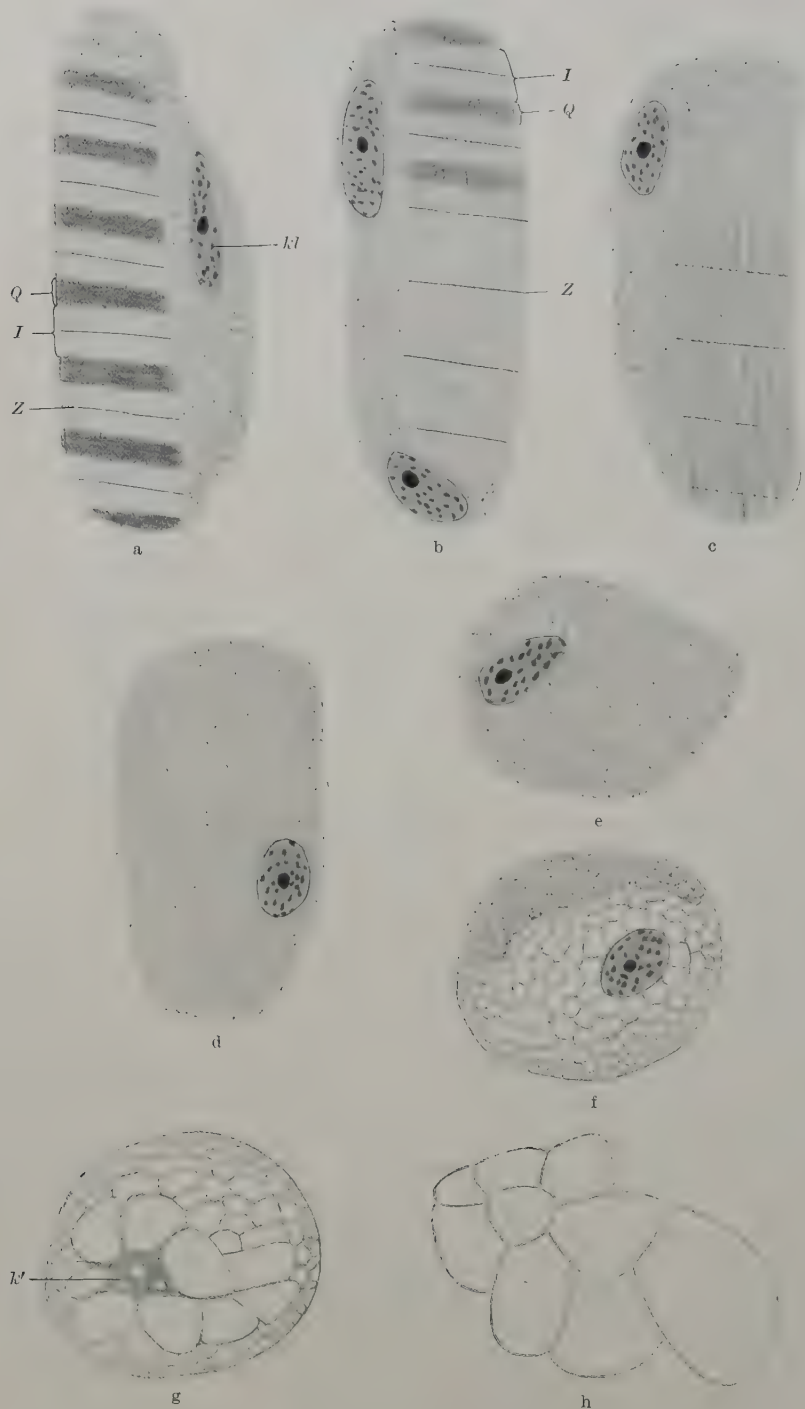


Abb. 4. Zerfallende Thoraxmuskulatur.

sammen und lösen sich allmählich in eine feinkörnige Substanz auf (Abb. 4 d).

4. *Stadium*: Die größeren Sarkolyten zerfallen in kleinere, von beinahe kreisrunder Gestalt (Abb. 4 e) und nehmen nach kurzer Zeit kleinmaschige Struktur an (Abb. 4 f).

5. *Stadium*: Die Sarkolyten werden großmaschig (Abb. 4 g), und gleichzeitig treten die ersten Degenerationserscheinungen der Kerne auf (*k'*): sie senden amöboide Fortsätze aus und enthalten Vakuolen; der Nucleolus und das Chromatin sind nicht mehr sichtbar (Abb. 4 g).

6. *Stadium*: Die einzelnen Sarkolyten fallen zu einem unregelmäßig geformten, großmaschigen Gewebe auseinander, die Kerne werden kleiner und blasser und lösen sich allmählich auf (Abb. 4 h).

Am Ende des Puppenstadiums sind alle Thoraxmuskeln degeneriert. Ihre sich auflösende Zerfallsmasse liefert unzweifelhaft das Baumaterial für die während der Metamorphose mächtig wachsende indirekte Flugmuskulatur.

c) Zerfall der abdominalen Muskulatur.

Im Gegensatz zu der Muskulatur des Kopfes und Thorax zerfällt die des Abdomens langsam; das Sarkoplasma löst sich zum größten Teil in der Puppe, die kontraktile Substanz erst in der Imago auf. Durch die langsame Degeneration der abdominalen Muskeln weicht *Psychoda* von allen bisher untersuchten *Dipteren* ab.

1. *Stadium*: In der jungen Puppe wächst das Sarkoplasma plötzlich in die Dicke, bleibt aber kontinuierlich von den Telophragmen durchsetzt (Abb. 5 a). Ihre faserig strukturierte Substanz verwandelt sich in eine körnige. Die kontraktile Substanz behält ihre Querstreifung während des ganzen Puppenstadiums bei, erfährt aber insofern schon jetzt eine Veränderung, als die Fibrillen nicht mehr so eng zusammenhängen und häufig Spaltungen zwischen ihnen auftreten. Die Kerne werden, wie die der Kopf- und Thoraxmuskeln, zu Beginn der Histolyse durch Hämatoxylin HEIDENHAIN hellbraun gefärbt, behalten aber noch Größe und Form, Nucleolus und Chromatin bei.

2. *Stadium*: Im mittleren Puppenstadium schnürt sich das Sarkolemm wie eine Irisblende in ziemlich regelmäßigen Abständen in das Sarkoplasma ein, und zwar so, daß jeder Abschnitt meistens einen Kern, selten zwei Kerne enthält (Abb. 5 b). Soweit die Telophragmen das Sarkoplasma durchsetzen, zerfallen sie — wie vorher die faserig strukturierte Substanz — in eine feinkörnige Masse, die sich allmählich in einer schaumigen Struktur in der ganzen bläschenförmigen Zerfallsmasse des Sarkoplasmas anordnet. Zwischen den einzelnen Muskeln liegen die zerfallenden Fettgewebe.

3. *Stadium*: In der alten Puppe sind durch die Einschnürung des

Sarkolemms bis auf einen kleinen, auch noch einige Muskelkerne enthaltenden Rest kugelige Gebilde entstanden, die sich zusammenhängend oder als einzelne freie Bläschen lösen und in das zerfallende Fettgewebe einwandern (Abb. 5 c). Sobald sie mit dem degenerierenden Fett-

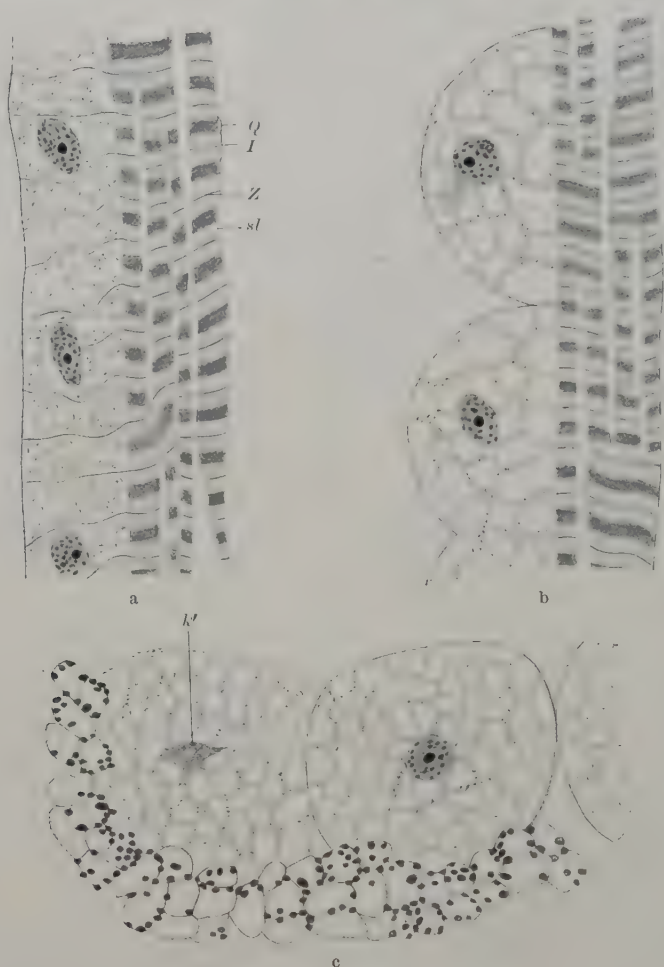


Abb. 5. Zerfallende abdominale Muskulatur.

gewebe in Verbindung treten, verlieren sie das Sarkolemm, werden blasser und lösen sich vollständig auf. Die Kerne zeigen hier dieselben Zerfallserscheinungen wie im Thorax (vgl. Abb. 4 g).

4. Stadium: Erst in der jungen Imago stellen sich die Degenerationserscheinungen der kontraktile Substanz ein, die im wesentlichen dieselben sind wie im Thorax. Das übrig gebliebene degenerierende Sarko-

plasma mit schaumiger Struktur wird feinkörnig, und die Muskeln zerfallen in Sarkolyten (entsprechend Abb. 4 a).

5. *Stadium*: Die Querstreifen der kontraktilen Substanz verschwinden, wobei wiederum die Telophragmen am längsten bestehen bleiben (entsprechend Abb. 4 b, c, d). Die einzelnen Sarkolyten liegen teils direkt am wieder aufgebauten Fettkörper, teils verstreut im Fettgewebe eingebettet.

6. *Stadium*: Die Fibrillen zerfallen in eine körnige Substanz, nehmen dann engmaschige Struktur an und lösen sich allmählich mit den blasser werdenden Kernen im Fettgewebe auf (vgl. die entsprechenden Abbildungen für die Thoraxmuskulatur 4 f, g, h).

Die histolytisch degenerierenden Muskeln des Abdomens dienen also teils als zerfallendes Sarkoplasma in der Puppe, teils als zerfallende kontraktile Substanz in der Imago dem Fettkörper als Nahrung und liefern somit indirekt das Material für den Aufbau besonders der Genitalorgane. (Vgl. M. KOCH: Die postembryonale Entwicklung der weiblichen Genitaldrüsen und ihrer Ausführungsgänge von *Psychoda alternata*. Erscheint demnächst.)

Von großer Wichtigkeit ist nun die Lösung des Problems über die ursächlichen Beziehungen der beiden wesentlich verschiedenen Zerfallserscheinungen im Kopf und Thorax einerseits und im Abdomen andererseits.

Feststehend ist der Parallelismus zwischen Zerfall und Aufbau und seine Zweckmäßigkeit. Die imaginalen Organe im Kopf und Thorax der Puppe brauchen durch plötzliches und mächtiges Wachstum ebenso plötzlich Raum und Baumaterial. Diesem Bedürfnis entspricht hier offenbar die schnelle Histolyse der Muskulatur. Die Genitalorgane erfahren dagegen noch eine wesentliche Entfaltung in der Imago, und es genügt so eine allmähliche Degeneration der Muskeln des Abdomens. Daß *Psychoda* durch die *allmähliche* Degeneration der abdominalen Muskeln von allen bisher untersuchten *Dipteren* abweicht, ist vermutlich dadurch bedingt, daß — im Gegensatz etwa zu den *Musciden* und *Stratiomyiden* — das Abdomen der Puppe bis zum Ausschlüpfen der Imago beweglich bleibt (wie das auch bei den meisten anderen *Nematoceren* der Fall ist, wo also vermutlich die Degeneration der abdominalen Muskeln ähnlich verlaufen dürfte). Nach Beobachtungen von FEUERBORN behalten überhaupt gewisse abdominale Muskeln in der Puppe ihre direkte Anheftung an die pupale Cuticula bis kurz vor dem Schlüpfen der Imago bei, also noch zu einer Zeit, wo die Hypodermis sich im übrigen von der pupalen Chitindecke abgehoben hat.

Hypothetisch ist die physiologische Ursache des Degenerationsprozesses. Phagocyten spielen — wie wir oben schon gesehen haben — absolut keine Rolle bei der Histolyse. Dagegen liegt die Möglichkeit sehr nahe,

daß der *larvale Muskelkern die histolytische Funktion* übernimmt. Die gleich zu Beginn des Puppenstadiums im Kopf, Thorax und Abdomen hervortretende andere Farbreaktion des Kernes auf Hämatoxylin HEIDENHAIN — unter Beibehaltung der Form und Größe, des Nucleolus und des Chromatins — weist deutlich auf eine andere chemische Zusammensetzung und damit auf eine neue Funktion hin. Daß diese Veränderung des Kernes nicht lediglich sekundär ist, d. h. etwa die Folge einer beginnenden Degeneration des Kernes selbst, geht daraus hervor, daß der Kern in diesem Zustande während der allmählichen Histolyse der Sarkolyten bestehen bleibt und sich erst in den letzten Zerfallsstadien (vgl. Abb. 4g und 3e) auflöst. Diese Annahme einer Beeinflussung des Degenerationsvorganges durch den Kern würde auch die Regelmäßigkeit im Muskelzerfall verständlich machen. Dahingestellt muß allerdings bleiben, ob der Kern die Fähigkeit enthält (etwa zu einer bestimmten Zeit), den Degenerationsprozeß aus sich heraus einzuleiten oder ob er den Anstoß dazu durch andere äußere Faktoren erhält.

Die Zerfallserscheinungen der Muskulatur der *Psychodiden* stehen in schroffem Gegensatz zu denen der *Musciden* (vgl. S. 119). Es fragt sich nun, welche Ursachen haben die grundsätzlichen Unterschiede der beiden doch zu demselben Resultat führenden Erscheinungen in der Muskelhistolyse der *Dipteren*: bei den *Musciden* eine mechanische Auflösung durch den Eingriff der Phagocyten, bei den *Psychodiden* ein autolytischer Zerfall ohne erkennbare äußere Beeinflussung?

RENGEL (Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose, 1896) und KARAWAIEW (Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*, 1898) sprechen sich mit KOROTNEFF (Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der *Insekten*, 1892) dahin aus, daß die Art der Metamorphose von der Dauer derselben abhängt. Bei den *Musciden* dauert sie kaum einige Tage, bei *Tinea* 2 Wochen, bei *Tenebrio* mehrere Wochen, bei *Lasius flavus* noch länger. „Der natürliche Prozeß, eine allgemeine Degeneration, ist ein langdauernder Prozeß, der bei der Fliege nicht anwendbar ist; es muß eo ipso etwas mehr Aktives vorkommen: so entsteht das barbarische Auffressen der Gewebe durch Leukocyten“ (KOROTNEFF). Diese Hypothese, nach der also lediglich die Zeitdauer maßgebend für den Ablauf des Prozesses sein soll, wird durch die „selbständige Degeneration“ der Muskeln während der nur dreitägigen Puppenruhe der *Psychodiden* nicht gestützt. Meines Erachtens sind die Unterschiede der Zerfallserscheinungen von der Intensität der Metamorphose abhängig. Die *Tinea*-Motte durchläuft „als eine *Lepidoptere* eine weniger komplette Metamorphose“ (l. c.); Gleiches gilt für *Lasius* und *Psychoda*. Die Larvenorgane der *Musciden* unterliegen dagegen einem *vollständigem* Zerfall; es ist daher bei ihrer Histolyse offenbar ein Eingriff der Phagocyten erforderlich.

V. Die Histologie der indirekten Flugmuskeln.

Wie vorher schon hervorgehoben wurde, persistieren beim allgemeinen Muskelzerfall während der Metamorphose vier Paare dorsaler Längsmuskeln im Mesothorax, die „*Transformationsmuskeln*“. Sie entwickeln sich zu den imaginalen Flügelsenkern, und zwar werden drei Paar zu den dorsalen Längsmuskeln und ein Paar zu den schwächeren Dorsopleuralmuskeln der Imago. Aus sechs Paaren thorakaler indifferenter „*Imaginalstränge*“ entstehen die dorsoventralen Flügelheber.

1. Die Histogenese in der Larve und Puppe.

a) Die Entwicklung der Transformationsmuskeln.

Bei *Psychoda* treten, wie bei den *Stratiomyiden* und im Gegensatz zu den *Musciden*, in den Transformationsmuskeln schon in der Larve Umbildungen auf, die sie leicht als imaginale Anlagen erkennen lassen. Diese imaginalen Anlagen erweisen sich in sehr jungen Larvenstadien durch Querstreifung, Muskelkerne, Sarkoplasma und Sarkolemm als typische larvale Muskeln (vgl. Abb. 2 a), färben sich auch durch Hämatoxylin HEIDENHAIN und Hämatoxylin-Eosin wie diese, unterscheiden sich aber von ihnen durch ihre auffallend zarte Beschaffenheit und durch ihre „punktförmige“ Insertion im Gegensatz zu den übrigen breit inserierenden Muskeln.

In jungen Stadien haben die drei dorsalen Transformationsmuskeln ungleiche Länge, deren Unterschiede sich in der Larvenentwicklung allmählich ausgleichen. Der innere Umbildungsvorgang der larvalen Muskeln in die Substanz, die sich zur imaginalen Muskulatur entwickelt, ist nach JUSBASCHJANZ bei *Stratiomyiden* ein sehr langsamer: die kontraktile Substanz verschwindet allmählich, und in demselben Maße bildet sich die protoplasmatische Grundsubstanz, in der die Myoblastenkerne eingebettet liegen. Bei *Psychoda* verläuft dieser Prozeß sehr schnell. Die noch in einer Horizontalebene liegenden und sich noch durch besondere Zartheit auszeichnenden Muskeln nehmen plötzlich durch Hämatoxylin HEIDENHAIN nicht mehr die hellbraune Farbe der larvalen Muskeln an, sondern färben sich dunkelblau-grau. Die Querstreifung und das Sarkolemm verschwinden. Die kontraktile Substanz und das Plasma vermischen sich zu einer *homogenen Grundsubstanz* (Abb. 6 a, g), der viele kleine Kerne, eben die bei dem Umbildungsprozeß eine große Rolle spielenden *Myoblastenkerne* (*km*) eingelagert sind. Da bei diesen plötzlichen Veränderungen die großen larvalen Muskelkerne verschwinden und vor dem Umbildungsprozeß weder andere Kerne noch irgendwelche geformte Elemente in den Muskeln existieren, so läßt sich wohl, obgleich wegen des plötzlichen Vorganges keine Teilungsstadien festgestellt werden konnten, der Schluß ziehen, daß die *imaginalen Myoblastenkerne Teilungsprodukte der larvalen Muskelkerne* sind. Damit beginnt die Zer-

störung der larvalen Muskelsubstanz und ihre Umbildung zu imaginaler Muskulatur.

Zu ähnlichen Ergebnissen kamen VAN REES an *Musca* und JUSBASCHJANZ an *Stratiomyiden*. JUSBASCHJANZ stellte außerdem larvale Myoblasten als Abkömmlinge der larvalen Muskelkerne fest, die bei der

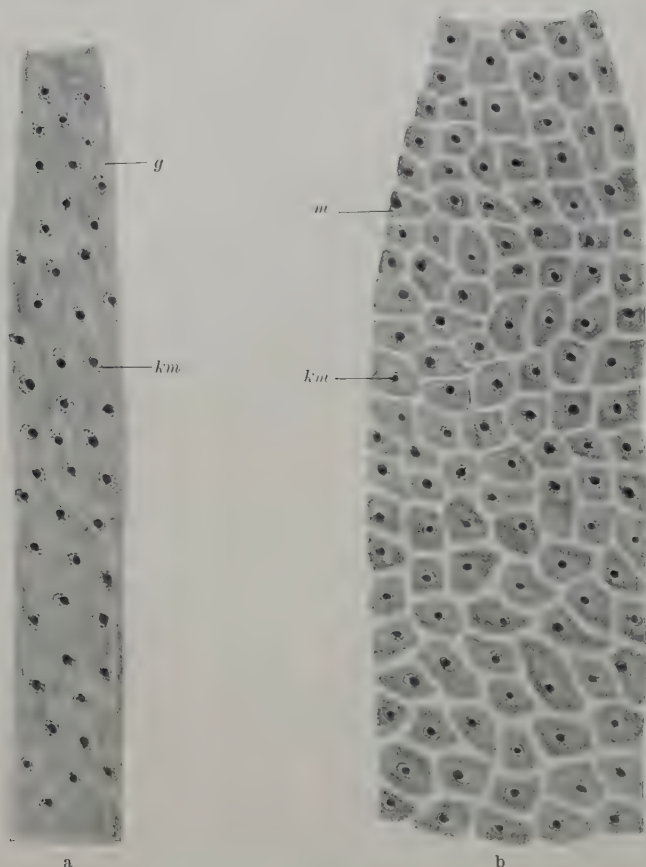


Abb. 6. Längsschnitt durch einen Transformationsmuskel im mittleren Larvenstadium: a zu Beginn der Histogenese; b nach Bildung der Myoblasten.

Umbildung zugrunde gehen, während die imaginalen Myoblasten die imaginale Muskulatur aufbauen.

Gleich zu Beginn der Veränderungen tritt plötzlich das Dickenwachstum der bisher noch sehr zarten Transformationsmuskeln ein. Sie nehmen besonders in der Mitte an Stärke zu und erhalten dadurch eine spindelförmige Gestalt. Die Myoblastenkerne vermehren sich sehr schnell, haben rundliche Form, großen Nucleolus und deutliche Kern-

membran (Abb. 6a, *km*). Wenn die Transformationsmuskeln dieselbe Dicke erreicht haben wie die übrigen larvalen Muskeln, die im Vergleich zu ihnen auffallend blaß gefärbt sind, bilden sich die *Myoblasten* (Abb. 6b, *m*),



Abb. 7. Längsschnitt durch einen in Spaltung begriffenen Transformationsmuskel: a durch die Mitte; b durch die Peripherie.

indem sich die plasmatische, homogene Grundsubstanz zellenweise um die Kerne aufspaltet. Die Myoblasten teilen sich lebhaft; ihre Kerne werden zu den späteren imaginalen Muskelkernen, ihr protoplasmatischer Zellinhalt liefert die imaginale Muskelsubstanz: die kontraktile Elemente und das Sarkoplasma.

In älteren Larvenstadien spalten sich die Transformationsmuskeln der Länge nach. Die Teilung beginnt allseitig peripherisch und schreitet allmählich zur Mitte hin vor. VAN REES stellte durch seine Untersuchungen an *Musca* fest, daß die Längsspaltung der Transformationsmuskeln durch einwandernde Mesenchymzellen verursacht wird. Bei *Psychoda* treten bei dem Spaltungsprozeß von außen keine Elemente ein, er vollzieht sich einzig und allein durch die Tätigkeit der Myoblasten, die sich der Muskellänge nach bündelweise anordnen. Wenn sich die einzelnen Myoblasten in den so entstandenen Muskelbündeln zusammen-

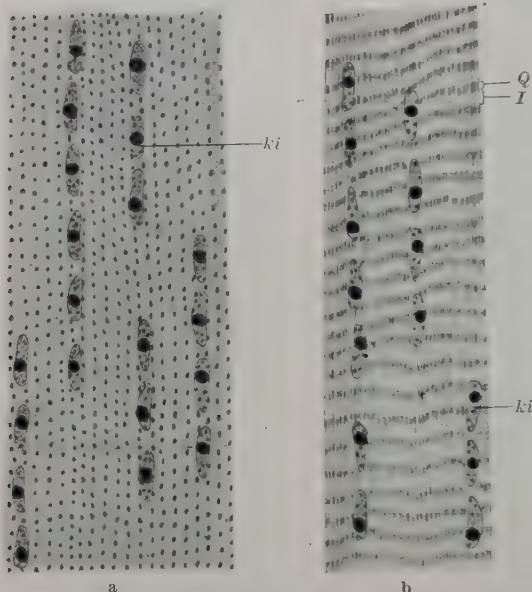


Abb. 8. Längsschnitt durch einen Teil des Transformationsmuskels: a im mittleren; b im alten Puppenstadium.

schließen, verlieren sie ihre cellulare Individualität und verschmelzen zu einem Syncytium von feinkörniger Grundsubstanz, deren eingelagerte Kerne — eben die Myoblastenkerne — sich in ziemlich regelmäßigen Abständen in Längsreihen anordnen. Abb. 7 zeigt zwei Längsschnitte durch einen in Spaltung begriffenen Transformationsmuskel. In Abb. 7a sehen wir noch freie Myoblasten (*m*) in der Mitte des Muskels; Abb. 7 b zeigt den Beginn der Spaltung an der Peripherie: die einzelnen Myoblasten existieren als

solche nicht mehr; ihre Zelleiber haben sich zu einer feinkörnigen Grundsubstanz verschmolzen und ihre Kerne (*ki*) ordnen sich in Reihen an.

FEUERBORN (Beitrag 9) hat festgestellt, daß im Puppenstadium die drei Paar dorsaler Transformationsmuskeln durch ungleiches Längenwachstum und Verlagerung ihrer Insertion ihre Lage zueinander verändern. Die in der Larve gemeinsam in der Horizontalebene liegenden Muskeln erfahren in der Puppe eine Schwenkung ihrer gegenseitigen Lage um 90°, so daß sie in der alten Puppe und Imago vertikal hintereinander liegen. Die Verschiebung steht mit der Umbildung der Hypodermis in Zusammenhang. Wie sie aber in einzelnen vor sich geht, konnte bisher noch nicht festgestellt werden.

In der jungen Puppe ordnen sich die Myoblastenkerne auch im Quer-

schnitt in Reihen an (vgl. den Längsschnitt in Abb. 7 b), verlieren ihre rundliche Gestalt und nehmen die längliche Form der definitiven imaginalen Muskelkerne an (vgl. *ki* in Abb. 8 a).

Im mittleren Puppenstadium bilden sich die Fibrillen: die kleinen Körnchen der Grundsubstanz legen sich in regelmäßigen, geringen Abständen fibrillenweise hintereinander (Abb. 8 a). Durch Verwachsen der Körnchen mit der zwischen ihnen befindlichen hellen plasmatischen Substanz bildet sich die „protoplasmatische Metamerie“, indem die Körnchen die anisotropen, die zwischen ihnen befindliche hellere Substanz die isotropen Querscheiben darstellen.

So entsteht allmählich in der älteren Puppe die — im Vergleich zu den larvalen Muskeln sehr enge — Querstreifung (Abb. 8 b, *I* und *Q*). Die plasmatische Substanz zwischen den einzelnen Fibrillen entwickelt sich zu den sarkoplasmatischen Interstitien.

Die Transformationsmuskeln wachsen im Puppenstadium auf Kosten der Zerfallsprodukte der larvalen Thoraxmuskeln, die — wie wir vorher gesehen haben — mit dem Wachstum der Transformationsmuskeln allmählich verschwinden und erst am Ende des Puppenstadiums vollständig aufgelöst sind, wenn also die indirekten Flugmuskeln ihre Ausbildung erlangt haben. Die Kerne vermehren sich in der Puppe nicht mehr, schon nicht mehr in der älteren Larve, sobald die Myoblasten ihre celluläre Individualität verlieren.

Wenn die Imago aus der Puppe schlüpft, haben die Transformationsmuskeln ihre vollständige Ausbildung erreicht. Die drei Paare Dorsalmuskeln haben sich zu drei Paaren starker Längsmuskeln entwickelt, die fast den ganzen oberen Teil des Thorax ausfüllen und entweder deutlich voneinander getrennt, oder so dicht aneinander gelagert sind, daß sie jederseits scheinbar einen einheitlichen Muskel darstellen. Die in der Larve horizontal gelegenen Insertionen der drei Paare Dorsalmuskeln liegen jetzt in der Sagittalebene.

b) Die Entwicklung der Imaginalstränge.

Die Flügelheber der Imago entwickeln sich nicht wie die Transformationsmuskeln aus Larvenmuskeln, sondern aus Strängen, „die anscheinend die oberen und unteren Imaginalscheiben miteinander verbinden. — Diese Stränge stellen die Anlagen der Dorsoventralmuskeln der Imago dar, wie ihre weitere Entwicklung ergibt. Zur Unterscheidung von den Transformationsmuskeln sollen sie als ‚Imaginalstränge‘ bezeichnet werden. Der Mesothorax weist drei solcher Stränge auf, der Metathorax zwei. Die entsprechende, später deutlich hervortretende Anlage im Prothorax ist im mittleren Larvenstadium noch nicht zu erkennen. Die Imaginalstränge von *Psychoda* sind ohne Zweifel identisch mit den von JUSBASCHJANZ gefundenen Quersträngen, die dieser jedoch nur in der

Einzahl im Mesothorax von *Stratiomys* fand. (Vgl. L. DIRKES: Das larvale Muskelsystem und die Entwicklung der imaginalen Flugmuskulatur von *Psychoda alternata* SAY, S. 218.)

Wenn diese imaginalen Anlagen in sehr jungen Larvenstadien als äußerst zarte Stränge zu erkennen sind, haben sie schon den histologischen Bau der Transformationsmuskeln zu Beginn der Umbildung (vgl. Abb. 6 a): Imaginale Myoblastenkerne liegen in einer homogenen, durch Hämatoxylin HEIDENHAIN tief blau-grau gefärbten Grundsubstanz. Auch fehlt ihnen wie den in der Umbildung begriffenen Transformationsmuskeln das Sarkolemm. Es läßt sich keine Umbildung der Stränge aus Muskeln, also auch keine Abstammung der Myoblastenkerne von larvalen Kernen feststellen. Daher sind unzweifelhaft die *homogene Grundsubstanz der Imaginalstränge und somit auch die imaginalen Myoblastenkerne embryonal angelegt*.

Durch lebhaftige Teilung der Myoblastenkerne wachsen die Imaginalstränge in die Dicke; von dem Stadium des plötzlichen Umbildungsprozesses der Transformationsmuskeln ab (vgl. Abb. 6 a) haben sie dieselbe Entwicklung wie die Transformationsmuskeln und in der Imago denselben histologischen Bau.

2. Der histologische Bau in der Imago.

In seinem histologischen Bau weist der Transformationsmuskel (vgl. Abb. 8 b) große Unterschiede gegenüber dem larvalen Muskel auf:

1. *Jeder Muskel besteht aus mehreren* — durchschnittlich 15—20 — *Muskelbündeln*, jedes Muskelbündel aus Fibrillen. Die Muskelbündel sind durch ihre Entstehungsweise radiär angeordnet.

2. Das Sarkolemm ist nicht vorhanden.

3. Die Transformationsmuskeln sind „*atypisch*“, d. h. durch die mächtigeren sarkoplasmatischen Interstitien erscheint die Querstreifung nicht so deutlich wie bei den larvalen Muskeln (vgl. Abb. 1 und 2). Die größeren lokalen Ansammlungen des Sarkoplasmas, wie sie vorher bei den larvalen Muskeln zur Sprache kamen, fehlen.

4. Die *Kerne (ki)* sind *klein* und in sehr großer Anzahl vorhanden. Sie liegen sowohl im Quer- wie im Längsschnitt in den sarkoplasmatischen Interstitien in ziemlich regelmäßigen Abständen reihenweise angeordnet.

5. Nach der angegebenen Schnitt- und Färbemethode konnten die in den imaginalen Thoraxmuskeln der *Insekten* im allgemeinen vorhandenen *I-* und *Q-Körner* bei *Psychoda* nicht festgestellt werden. Ebenfalls fehlen die Meso- und Telophragmen.

Wenn nach allgemeiner Annahme die Leistungsfähigkeit der Muskulatur vom Sarkoplasmareichtum abhängt, so kann nach den Ergebnissen an *Psychoda* wegen der entschieden größeren Leistungen der imaginalen Thoraxmuskeln im Vergleich zu den larvalen Muskeln nicht das ganze

Sarkoplasma hierfür in Betracht gezogen, sondern im wesentlichen nur den sarkoplasmatischen Interstitien der einzelnen Fibrillen eine Rolle zuerkannt werden.

VI. Zusammenfassung.

1. Im größeren histologischen Bau stimmt die larvale Muskulatur des Kopfes mit der des Thorax und Abdomens überein: Die Muskeln sind „typisch“, sie sind von einem Sarkolemm umgeben, bestehen je aus einem einzigen Muskelbündel und haben zwischen kontraktile Substanz und Sarkolemm mächtige lokale Sarkoplasamengen, in denen die großen Kerne eingelagert sind.

2. Im feineren histologischen Bau lassen sich zwischen larvaler Kopfmuskulatur einerseits, Thorax- und Abdominalmuskulatur andererseits erhebliche Unterschiede nachweisen: Im Kopfe ist das Sarkolemm körnig, im Thorax und Abdomen faserig strukturiert. Die *I*- und *Q*-Körner in den sarkoplasmatischen Interstitien wie auch das Mesophragma der anisotropen Querscheibe fehlen den Kopfmuskeln.

3. Bei der Metamorphose lösen sich die larvalen Muskeln durch „selbständige Degeneration“ auf und dienen den heranwachsenden imaginalen Organen als Baumaterial.

4. Im Kopf und Thorax vollzieht sich die Histolyse während des Puppenstadiums. Im Abdomen zerfällt der größte Teil des Sarkoplasmas mit den meisten Kernen in der Puppe, die kontraktile Substanz und der Rest des Sarkoplasmas erst in der Imago.

5. Die Umbildung der Transformationsmuskeln setzt plötzlich im mittleren Larvenstadium ein; die larvale Muskelsubstanz zerfällt in eine homogene Grundsubstanz; die imaginalen Myoblastenkerne entstehen als Teilungsprodukte der larvalen Muskelkerne. Durch zellenweises Abspalten der Grundsubstanz um die Myoblastenkerne entstehen die imaginalen Myoblasten, deren Kerne die definitiven imaginalen Muskelkerne liefern und deren plasmatischer Zellinhalt die imaginale Muskelsubstanz: Fibrillen und Sarkoplasma entwickelt.

6. Die homogene Grundsubstanz und die Myoblastenkerne der Imaginalstränge sind embryonal angelegt.

7. Im histologischen Bau unterscheiden sich die untersuchten imaginalen Muskeln wesentlich von den larvalen Muskeln. Der imaginale Muskel ist „atypisch“ und besteht je aus mehreren Muskelbündeln. Das Sarkolemm und die größeren sarkoplasmatischen Ansammlungen fehlen. Ebenfalls sind die Inophragmen und die *I*- und *Q*-Körner nicht feststellbar. Die große Anzahl kleiner Muskelkerne liegt in dem Sarkoplasma zwischen den Fibrillen.

Die vorliegenden Untersuchungen sind im Zoologischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster i. W. angestellt. Ich erlaube mir, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. J. FEUERBORN, für die freundliche Anregung und das stets rege Interesse am Fortschreiten meiner Arbeit aufrichtig zu danken. Auch bin ich dem Direktor des Instituts, Herrn Prof. VON UBISCH, zu Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

- Anglas:** Sur l'histolyse et l'histogénèse des muscles des Hyménoptères. C. r. Soc. Biol. (1901). — **Aubert:** Über die eigentümliche Struktur der Thoraxmuskeln der Insekten. Z. Zool. 4 (1853). — **Berlese, A.:** Gli Insetti 1 (1904). — **Börner, C.:** Verwandlung der Insekten. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. (1909). — **Bütschli, O. und Schewiakoff:** Über den feineren Bau der quergestreiften Muskeln der Arthropoden. Biol. Zbl. 11 (1891). — **Dirkes, L.:** Das larvale Muskelsystem und die Entwicklung der indirekten Flugmuskulatur von *Psychoda alternata* Say. Ztschr. f. wiss. Biol. (1928). — **Feuerborn, H. J.:** Der Dipterenflügel nicht meso-, sondern metathorakal? Eine morphogenetische Deutung des Dipteren thorax. Zool. Jb. 42 (1921). — Die Larven der Psychodiden oder Schmetterlingsmücken. Ein Beitrag zur Ökologie des „Feuchten“. Verh. internat. Vereinigg. f. angew. u. theoret. Limmologie. Stuttgart 1923. — Das Problem der segmentalen Gliederung des Insektenthorax. 3. bis 9. Beitrag. Zool. Anz. 62, H. 1/2 (1925); 63, H. 7/8 (1925); 63, H. 11/12 (1925); 64, H. 1/2 (1926); 70, H. 7/8 (1927); 70, H. 11 u. 12 (1927). — **Heidenhain:** Plasma und Zelle (1911). — **Hänsel, S.:** Die Histogenese der Flugmuskulatur der Dipteren. Zool. Jb. 36 (1913). — **Hoyer:** Protokolle der Sitzungen der Sektion für Zoologie und vergleichende Anatomie der V. Versammlung russischer Naturforscher und Ärzte in Warschau, Sept. 1876 (Ganin). Z. Zool. 28 (1877). — **Jushaschjanz, S.:** Zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Stratiomyden. Jena. Z. Naturwiss. 46, N. F. 39 (1910). — **Karawaiew, A.:** Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. Z. Zool. 64 (1898). — **Keillogg, V. L.:** Phagocytosis in the postembryonic development of the Diptera. Amer. Naturalist 35 (1901). — **Kemper, H.:** Morphogenetische Untersuchungen über das Tracheensystem von *Psychoda phalaenoides* (1925). — **Kielich, J.:** Beiträge zur Kenntnis der Insektenmuskeln. Zool. Jb. 40 (1918). — **Koch, M.:** Die postembryonale Entwicklung der weiblichen Genitaldrüsen und ihrer Ausführungsgänge von *Psychoda alternata* (im Druck). — **Kolbe:** Insektenkunde (1893). — **Korotneff, A.:** Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insekten. Biol. Zbl. 12 (1892). — **Kowalewsky, A.:** Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Z. Zool. 45 (1887). — **Künckel d'Heulalais, J.:** Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles (1875/81). — **La Baume:** Über die Metamorphose der Ephemeriden. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. (1909). — **Lowne, B. Th.:** The anatomy, physiology, morphology, and development of the Blow-Fly. I (1890—92), II (1893—95). — **Mercier:** Les processus phagocyt. pendant la métamorphose des Insektes. Arch. Zool. expér. 2. s. 5 (1906). — **Metchnikoff:** Untersuchungen über die intracellulären Verdauungen der wirbellosen Tiere. Arb. zool. Inst. Wien 5 (1883). — **Müncch, K.:** Die sogenannte Querstreifung der Muskelfaser der optische Ausdruck ihrer spiralförmigen anisotropen Durchwindung. Arch. mikrosk. Anat. 62 (1903). — **Nötzels:** Zur Kenntnis der Histolyse. Arch. path. Anat. 151 (1898). — **Pérez, Ch.:** Recherches histologiques sur la métamor-

phose des Muscides. Arch. Zool. expér. 5. s., 4 (1910). — **Rees, J. van:** Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. Zool. Jb. 3 (1889). — **Rengel:** Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose. Z. Zool. 62 (1896). — **Schäffer, C.:** Beiträge zur Histologie der Insekten. Zool. Jb. 3 (1889). — **Schuckmann, v.:** Über die Einwirkung von niederen Temperaturen auf den Fortgang der inneren Metamorphose bei der Puppe von *Vanessa urtica*. Arch. Entw.mechan. 27 (1909). — **Vaney:** Contribution à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères. Ann. Univ. Lyon 1, Fasc. 9 (1902). — **Viallanes, M. H.:** Recherches sur l'Histologie des Insektes. Ann. des Sci. natur. 13/14 (1882). — **Weismann, A.:** Die Entwicklung der Dipteren (1864). — Die Metamorphose der *Corethra plumicornis*. Z. Zool. 16 (1866). — Handbuch der Entomologie, hrsg. von Chr. Schröder, Bd. 1, bearbeitet von Deegener und Prochnow (1913).

Erklärung der Abkürzungen.

g, Grundsubstanz; *J*, isotrope Querscheibe; *Jr*, J-Körnerreihe; *k'*, zerfallender Kern; *kJ*, J-Körner; *ki*, imaginaler Muskelkern; *kl*, larvaler Muskelkern; *km*, Myoblastenkern; *kQ*, Q-Körner; *M*, Mesophragma; *m*, Myoblast; *Q*, anisotrope Querscheibe; *Qr*, Q-Körnerreihe; *sl*, Sarkolemm; *sp*, Sarkoplasma; *Z*, Telophragma.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Göttingen.)

ÜBER DIE ENTWICKLUNG DER GESCHLECHTSDRÜSEN VON HABROBRACON JUGLANDIS ASH.

Von

WILHELM HENSCHEN.

Mit 20 Textabbildungen.

(Eingegangen am 31. Juli 1928.)

Inhalt.	Seite
I. Einleitung	144
II. Material und Technik.	145
III. Das Ei und seine Entwicklung bis zum Auftreten der Urkeimzellen	146
1. Das abgelegte Ei	146
2. Die Furchung	147
3. Die Bildung der Urkeimzellen im Zusammenhang mit der Bildung des Blastoderms	148
IV. Die Bildung der Gonadenanlagen während der Embryonalentwicklung	152
1. Die Einwanderung der Urkeimzellen	152
2. Die Bildung des unteren Blattes	152
3. Die Entwicklung der drei Darmabschnitte und der Embryonalhülle	155
4. Die Urkeimzellen zur Zeit der Mitteldarmbildung	156
5. Die Endstadien der Embryonalentwicklung.	157
V. Der Aufbau der Geschlechtsorgane während der Postembryonalent- wicklung	159
VI. Das Ovarium der Imago	165
VII. Die Anzahl der abgelegten Eier und der gereiften Eier auf verschiedenen Altersstufen der Imago	173
VIII. Der Einfluß des Hungerzustandes auf die Eiproduktion	174
Zusammenfassende tabellarische Übersicht.	176
Literatur	178

I. Einleitung.

Habrobracon juglandis ASH. ist ein in der Literatur nicht mehr unbekanntes Untersuchungsobjekt. Die Biologie dieses Tieres, die A. HASE (1922) ausführlich beschreibt, macht dasselbe für die Zucht in Laboratorien sehr geeignet. In Arbeiten von P. W. WHITING und in neuerdings im hiesigen Institut durchgeführten Kreuzungsexperimenten (KÜHN 1928) wird das Objekt genetischen Fragestellungen unterworfen. Durch die SCHLOTTKESchen Untersuchungen (1926) über die Beeinflußbarkeit der schwarzen Pigmentierung durch Temperaturreize sind entwicklungs-

physiologische Probleme angeschnitten. Unter diesen Umständen war es erwünscht, bei diesem Objekt die Genese der Keimzellen von ihrem ersten Auftreten bis zum Aufbau der Geschlechtsorgane kennen zu lernen.

Herrn Prof. KÜHN bin ich für die Anteilnahme an dem Fortgang der Arbeit zu Dank verpflichtet. Ferner danke ich den Assistenten am Institut, den Herren Dr. KRÖNING, Dr. KUHN und Dr. HENKE für ihre stete Hilfsbereitschaft, Fräulein INGE FUCHS und Fräulein DOROTHEA FABER für die ständige Abgabe von Material an Schlupfwespen und Mehlmottenraupen aus ihren Zuchten.

II. Material und Technik.

Die große Entwicklungsgeschwindigkeit der Schlupfwespe *Habrobracon juglandis* (vom Ei bis zur Imago 8 Tage in 30° C) ermöglichte es mir, zu jeder beliebigen Zeit neues Material zu Untersuchungszwecken zur Verfügung zu haben. Da mit der vorliegenden Arbeit genetische Untersuchungen parallel liefen, konnte man aus dem großen Zuchtbestand immer befruchtete Weibchen erhalten. Die Züchtung wurde ähnlich den Angaben von E. SCHLOTTKE ausgeführt.

Gesondert behandelt wurden die Zuchten, die der Auszählung der in einem Tag abgelegten Eier dienten. Da gleichzeitig der Beginn und die Steigerung der Eiablage während der ersten Lebensstage der Imago festgestellt werden sollten, mußten gleichaltrige, eben geschlüpfte Tiere zur Verfügung stehen. Zu diesem Zweck wurden zur Zeit der Schlüpfreife die Puppenhüllen aufgerissen. Alle Tiere, die aus den Puppenhüllen entfernt gut lebensfähig waren, wurden als schlüpfreif bezeichnet und als gleichaltrig angesehen. Die Lebensstage der Imago wurden von der Schlüpfreife ab gerechnet. Die gleichaltrigen Weibchen wurden dann zu Raupen gesetzt und zwar nach Möglichkeit immer 10—12 zu 20 Raupen in 30° C, damit die gleichen Versuchsbedingungen wie bei SCHLOTTKE verwirklicht wurden und daher bei der Auswertung der Ergebnisse zu bestimmten SCHLOTTKESchen Untersuchungen Stellung genommen werden konnte. Jeden Tag wurden die Weibchen weitergesetzt und die abgelegten Eier einschließlich der tauben Eier ausgezählt. Anzahl der Eier durch Anzahl der Tiere geteilt, lieferte den Mittelwert der pro Tier abgelegten Eier. Gestorbene Tiere wurden nicht mehr berücksichtigt, da die Tiere am Todestage meist gar nicht mehr zur Eiablage kommen.

Zur Fixierung diente vor allem BOUINSches Gemisch, CARNOYSche Flüssigkeit und DIETRICHsches Gemisch. Besonders das erste, heiß angewandt, gab für die Stadien der Embryonalentwicklung gute Ergebnisse. Spätere Stadien fixierte ich mit DIETRICHschem Gemisch; das Eindringen der Fixierungsflüssigkeit wurde durch Abschneiden des Abdomen und Anstechen erleichtert. Für das Schneiden älterer Stadien, vor allem von Imagines, erwies sich die Anwendung des von P. SCHULZE angegebenen Diaphanols, eines Chlordioxydessigsäurepräparats, als

nützlich. Nach der Fixierung wurden die Objekte in Etappen von je einer Viertelstunde durch die Alkoholstufen in Xylol gebracht, in Xylol und Xylolparaffin höchstens je eine Viertelstunde gelassen, da die Objekte sonst sehr leicht zu hart wurden; dann kamen sie für 6 Stunden, Eier sogar bis 12 Stunden, in Paraffin von 60° Schmelzpunkt.

Eine Orientierung war nur bei Larven, Puppen und Imagines möglich.

In den meisten Fällen wählte ich als Schnittdicke 7,5 μ . Bei den Schnittserien, die zum Zweck der Auszählung von Keimzellen angefertigt waren, nahm ich 10 μ . Zur Färbung diente Hämatoxylin nach DELAFIELD und in einigen Fällen HEIDENHAINsches Eisenhämotoxylin. Für die Stadien der Postembryonalentwicklung wählte ich keine Gegenfarben an, da beim Differenzieren in Säurealkohol das Plasma noch genügend Farbe behielt. Für die jungen Stadien verwandte ich vorteilhaft Eosin und Orange G. Vor allem bei Färbungen mit Orange G heben sich die Urkeimzellen durch hellere Farbe sehr schön von ihrer Umgebung ab.

Die Zeichnungen wurden sämtlich mit dem Zeichenapparat von WINKEL entworfen. Die Vergrößerungen (Optik von ÖHLER-Wetzlar) sind bei jeder Zeichnung angegeben.

Die in den Abbildungen verwendeten Abkürzungen sind am Schluß der Arbeit erklärt.

III. Das Ei und seine Entwicklung bis zum Auftreten der Urkeimzellen.

1. Das abgelegte Ei.

Die Merkmale des Eies, die ohne Anwendung von Schnittserien am Totalpräparat erkannt werden können, sind bei HASE ausführlich beschrieben. Ich verweise hinsichtlich dieser Dinge auf seine Arbeit, die ich nur durch Beobachtungen an Schnittserien ergänzen will.

Der Raum des Eies innerhalb des Chorions ist nahezu vollständig von Dotter eingenommen, der durch ein Netz von Plasmafäden in unregelmäßig geformte Dotterschollen aufgeteilt ist. Am Rand laufen die Fäden in ein Keimhautblastem aus, das dem Dotter als sehr dünne Schicht überall dicht aufliegt und an den Polen nur sehr wenig verdickt ist. Nach außen folgt weiter das Dotterhäutchen, das nur bei geschrumpften Eiern an Stellen, wo sich das Keimhautblastem zurückgezogen hat, als abgehobenes Häutchen deutlich zu erkennen ist (Abb. 3 a). Das Chorion ist demgegenüber viel dicker und immer sehr gut zu bemerken. Es liegt an den Seiten des Eies dem Dotterhäutchen bzw. dem Keimhautblastem dicht auf, während es an den Polen sichelförmige Polräume freiläßt, die aber auf Totalpräparaten viel deutlicher zu erkennen sind als in Schnittserien. Das Chorion wellt sich meist beim Schneiden oder zerreißt, so daß die Polräume sich nur durch die großen Falten des zusammengeschoenen Chorions andeuten. Aus diesem Grunde habe ich in den Bildern nie das Chorion mitgezeichnet. Die Mikropyle war nicht aufzufinden.

Wichtig ist, daß man innerhalb des Dotters einen Körper sieht, der als distinkt färbbares Gebilde sich in der Nähe des einen Eipoles findet

(Abb. 1). Dieser *Polkörper* färbt sich mit Hämatoxylin dunkel, jedoch niemals so dunkel wie Chromosomen, sondern er sieht in der Farbe eher wie dunkles Plasma aus (Näheres über die Vorgeschichte dieses Körpers siehe Kapitel VI).

2. Die Furchung.

Über den weiblichen und männlichen Vorkern, die Befruchtung und die Bildung der ersten Furchungskerne kann ich nichts aussagen. Die Kerne lassen sich auf den frühen Stadien sehr schwer distinkt färben und sobald man Kerne

entdeckt, findet man gleich eine große Anzahl in dem Plasmanetz des Dotters. An eine Serierung der Furchungsstadien hinsichtlich ihres Alters war unter diesen Umständen nicht zu denken. Erst spätere Furchungsstadien, die kurz vor der Blastodermbildung stehen, lassen sich deutlich

von den jüngeren Stadien abtrennen. Auf diesen Stadien ist der dunkle Körper nicht mehr zu finden. Während der Vermehrung der Kerne löst er sich offenbar auf. Auf manchen Schnittbildern hat man den Eindruck, als rücke er noch näher an den Eipol heran und trete mit dem Keim-

hautblastem des hinteren Poles in Verbindung. Unmittelbar bevor die zentrifugale Wanderung der Furchungs-

kerne einsetzt, die zur Blastodermbildung führt, kann man den hinteren Eipol von dem vorderen nicht mehr unterscheiden.

Diese zentrifugale Wanderung der Furchungskerne mit ihren stern-

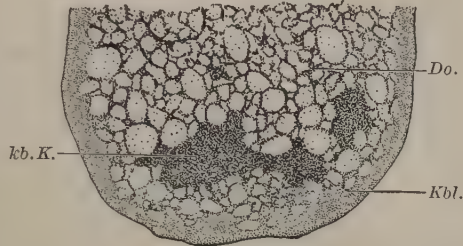


Abb. 1. Lage des keimbahnbegleitenden Körpers im Dotter des hinteren Eipoles. Längsschnitt durch den hinteren Eipol kurz nach der Ablage. Vergr. 750:1. — Do. Dotter, kb.K. keimbahnbegleitender Körper, Kbl. Keimhautblastem.

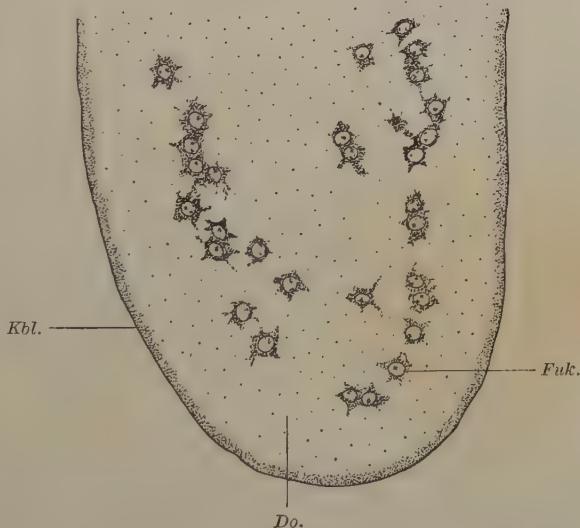


Abb. 2. Zentrifugale Wanderung der Furchungskerne aus dem Eipol ins Keimhautblastem. Längsschnitt durch einen der Eipole. Vergr. ungefähr 750:1. — Do. Dotter, Fuk. Furchungskern, Kbl. Keimhautblastem.

förmigen Plasmahöfen zur Oberfläche des Eies hin geht ganz regelmäßig von der Eilängsachse her vor sich. Eine Front von Kernen, alle im gleichen Abstand von der Oberfläche des Eies (Abb. 2), rückt gegen das Keimhautblastem vor. Die Pole unterscheiden sich dabei nicht wesentlich von den Seiten, so daß schließlich an der ganzen Eioberfläche überall die Kerne zu nahezu gleicher Zeit auftauchen. Im Innern bleiben bei dieser Wanderung gleich einige Kerne als Dotterkerne zurück, andere mögen vielleicht auch nachträglich noch ins Blastoderm wandern.

3. Die Bildung der Urkeimzellen im Zusammenhang mit der Bildung des Blastoderms.

Zu der Zeit, wenn die ersten Furchungskerne in das Keimhautblastem rücken, bemerkt man an einem Pol des Eies, wie Kerne sich mit einem Plasmahof umgeben, sich aus dem Verband des Keimhautblastems nach außen ablösen und in den Hohlraum treten, der dort zwischen Chorion und Dotter zu finden ist. Ein solches Stadium stellt Abb. 3 a dar. Man erkennt an dem Pol eines Eies das Keimhautblastem, das sich gegenüber den eben beschriebenen frühen Entwicklungsstadien der Eier verdickt hat, und zwar stärker am Pol als an den Seiten; doch sind diese Unterschiede oft gering. In dem Keimhautblastem liegen verstreut einige Kerne, von denen viele in Mitose sind. Zwischen den vorgewölbten Blastempartien erkennt man außen das Dotterhäutchen, das sich am Pol weit ausbeult und zwischen sich und dem Keimhautblastem einen Hohlraum läßt, der mit Zellen angefüllt ist. Jede der Zellen besitzt einen großen blasigen Kern, der in seinem Innern einige dunklere Strukturen aufweist, sich sonst aber gerade durch seine große Helligkeit von den dunkleren und kleineren Blastodermkernen unterscheidet. Die Plasmakörper, die die Kerne umgeben, sind voneinander getrennt. Sie unterscheiden sich von dem Plasma des Keimhautblastems, vor allem bei Färbung mit Orange G., durch ihre größere Helligkeit. Diese Eigenschaften ermöglichen es von nun an, die „Polzellen“, wie ich sie in Übereinstimmung mit ähnlichen Bildungen bei vielen Insekten nennen will, deutlich von anderen Zellen zu unterscheiden, auch dann, wenn bei späteren Verlagerungen die charakteristische Lage am Pol aufgegeben wird.

In der weiteren Embryogenese werden sich diese *Polzellen als die Urkeimzellen* erweisen. Ihre Charakteristika, große, helle Kerne und helles Plasma, sind durchgehend für die Genitalzellen der Insekten bekannt (siehe SEIDEL, S. 486). Damit ordnet sich die eben besprochene Erscheinung der Polzellenbildung einem im Insektenreich sehr oft vertretenen Typus der Differenzierung von Urkeimzellen unter, wie er bei den Dipteren und Coleopteren am häufigsten analysiert ist, durch SILVESTRI (1909) aber für *Encyrtus aphidivorus* und *Oophthora semblidis* und durch die neueren Arbeiten von GATENBY (1918) für *Trichogramma evanescens* auch bei Hymenopteren gefunden ist.

Durch die Polzellen hat das Ei nun wieder eine charakteristische Verschiedenheit seiner beiden Pole bekommen, die mit der Auflösung des

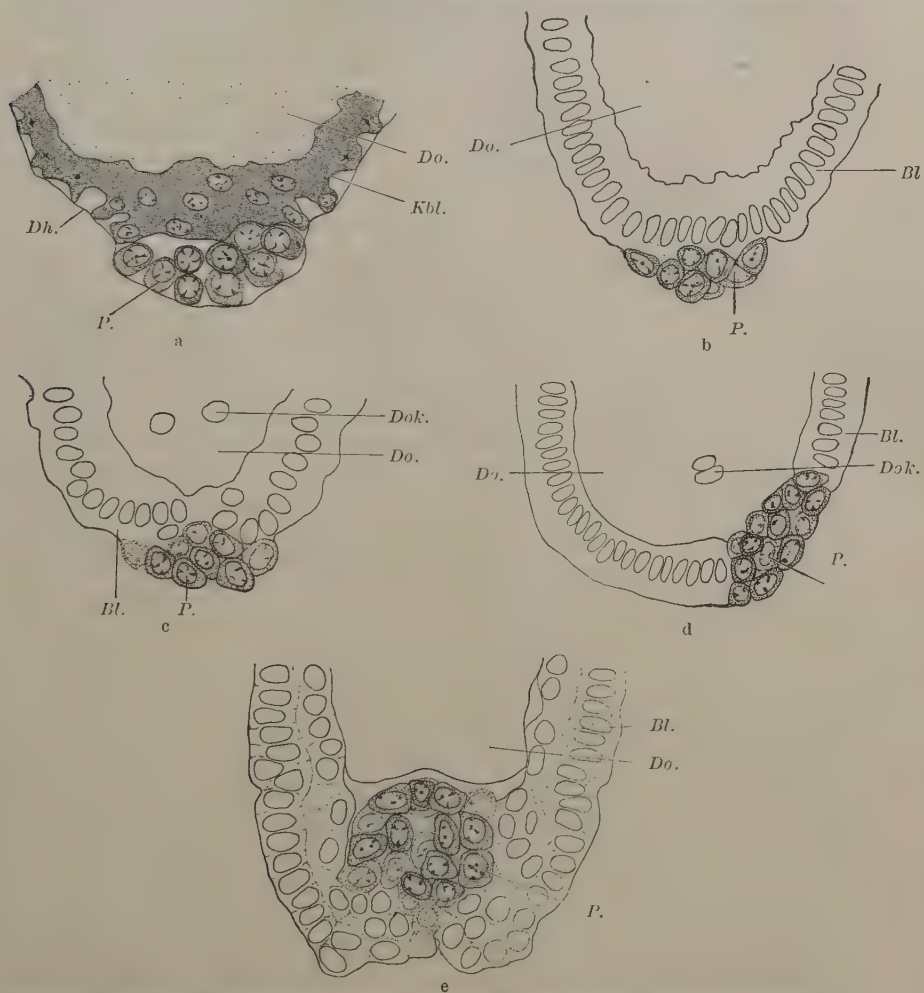


Abb. 3. Die Bildung der Polzellen und ihre Wanderung ins Eiinnere; Längsschnitte durch den hinteren Eipol; Vergr. 750:1. a Differenzierung der Polzellen. b Die Polzellen nach vollendeter Differenzierung im Polraum, durch das geschlossene Blastoderm vom Eiinnern getrennt. c Beginn des Durchtritts der Polzellen durch das Blastoderm. d Einwanderung der Polzellen auf dem Höhepunkt. Die Polzellen in einer weitgeöffneten Lücke des Blastoderms; Sagittalschnitt; Einwanderung der Polzellen der Ventralseite des Eies genähert. e Ende der Einwanderung der Polzellen; die letzten Polzellen hereinrückend. Frontalschnitt. — Bl. Blastoderm, Dh. Dotterhäutchen, Do. Dotter, Dok. Dotterkern, Kbl. Keimhautblastem, P. Polzellen.

dunklen Polkörpers verloren gegangen war. Bei allen Insekten, bei denen man an einem Pol einen solchen dunklen Körper entdeckte und bei denen gleichzeitig Polzellen auftreten, hat man diesen Körper als eine die

Keimbahn begleitende Substanz festgestellt, die sich natürlich an dem selben Pol befindet, an dem die Urkeimzellen später als Polzellen austreten. Dies ist in so vielen Fällen gesichert, daß ich auf Grund dieser Zuordnung den Pol der Polzellen und den Pol, in dessen Nähe der keimbahnbegleitende Körper lag, glaube identifizieren zu dürfen. Die Tatsache der Auflösung des dunklen Körpers vor der Bildung der Polzellen, die damit verbundene Unmöglichkeit direkt den Zusammenhang des dunklen Körpers mit der Keimbahn zu sehen, scheint mir von untergeordneter Bedeutung zu sein und nicht gegen die Annahme zu sprechen, daß er eine keimbahnbegleitende Substanz ist. Das frühere oder spätere Verschwinden und Wiederauftauchen solcher Substanzen im Keimbahnzyklus ist schon seit langem bekannt.

Durch Teilung der Kerne im Keimhautblastem oder auch durch Nachrücken der Kerne aus dem Dotter wird das Keimhautblastem immer dichter mit Kernen angefüllt. Diese ordnen sich zu einem einschichtigen Epithel, indem jeder um sich einen Plasmabezirk abgrenzt. Im fertigen Zustand umgibt das Blastoderm den Dotter als eine geschlossene Hülle. Schließlich sind auch die Polzellen durch das Blastoderm vom Dotter vollkommen getrennt (Abb. 3 b). Das Blastoderm wird am hinteren Pol erst zuletzt vervollständigt, so daß dort längere Zeit hindurch noch Polzellen austreten können.

In welcher Weise die Polzellen sich aus dem Verband des Keimhautblastems sondern, kann ich an Hand meiner Präparate direkt nicht bestimmen. Unter den Furchungskernen fand ich noch keinerlei strukturelle Unterschiede, und selbst dann, wenn sie in das Plasma des hinteren Poles traten, war ein solcher nicht festzustellen, da der keimbahnbegleitende Körper als Index fehlte. Erst völlig abgeschnürte Polzellen zeigten den Unterschied zwischen Soma- und Urkeimzellen. In den Polzellen fand ich niemals Kernteilungsstadien, sondern nur stets die typischen Ruhekerne.

Die bisher analysierten Fälle der Polzellenbildung lassen zwei Typen unterscheiden. Der erste zeigt eine außerordentlich frühe Differenzierung der Urkeimzellen; er ist bisher nur bei *Miastor* (KAHLE 1908) und *Chironomus confinis* (HASPER 1911) bekannt. Die Urkeimzellen leiten sich von einem der 8 bzw. 4 ersten Kerne her; und da die Abkömmlinge des Urkeimzellenkerns sich untereinander synchron teilen, ist ihre Anzahl eine Potenz von zwei. Bei *Miastor* zeigt sich die Determination der Urkeimzellen durch Ausfall der bei den übrigen Kernen eintretenden Chromosomendiminution; bei *Chironomus confinis* unterscheidet sich der 4. Furchungskern von den anderen, indem er nach dem hinteren Eipol wandert und in die Keimbahnsubstanz eintritt.

Im Gegensatz dazu zeigt der 2. Typus, der sich in den weitaus meisten Fällen findet, — so bei *Calliphora erythrocephala* (NOACK 1901), *Coleo-*

pteren (LÉCAILLON 1898, HEGNER 1909), *Chironomus riparius* (HASPER 1911), *Trichogramma evanescens* (GATENBY 1918), *Drosophila melanogaster* (HUETTNER 1923) —, eine viel spätere Differenzierung, die zur Zeit der Blastodermbildung einsetzt. Die Kerne, die augenscheinlich zufällig bei der zentrifugalen Wanderung in das durch den keimbahnbegleitenden Körper gekennzeichnete Polplasma kommen, werden zu Urkeimzellen determiniert und schnüren sich als Polzellen ab. Für diesen Typus der Polzellenbildung hebt NOACK bei *Calliphora* für die nach der Bildung der ersten Polzellen an den Pol nachrückenden Kerne hervor: „Während die einen die größten Polzellen fast an Größe erreichen, kann man bei den am meisten seitlich gelegenen Kernen kaum unterscheiden, ob man einen Pol- oder Blastodermkern vor sich hat“. HUETTNER und GATENBY geben das gleiche für *Drosophila* bzw. *Trichogramma* an.

Auch bei *Habrobracon* kann man in entsprechenden Stadien, d. h. späten Blastodermstadien, die aber noch vor dem Schluß des Blastoderms am hinteren Pol stehen, nicht sicher entscheiden, welche Kerne dem Blastoderm, welche den Polzellen zuzurechnen sind, solange die Polzellen nicht ganz frei liegen. Es fehlt in diesem Falle der keimbahnbegleitende Körper als Index; und außerdem sind auch hier *die Übergänge von Blastodermzellen zu Polzellen in bezug auf die Färbung des Plasmas und die Größe des Kerns durchaus kontinuierlich.*

Ich habe die *Anzahl der Urkeimzellen*, die am Ende des Differenzierungsprozesses als Polzellen abgegeben sind, in Stadien bestimmt, bei denen das Blastoderm vollständig geschlossen ist, und somit eine nachträgliche Abtrennung von Polzellen ausgeschlossen ist. Ich wählte sechs verschiedene Schnittserien aus, die deutlich die Urkeimzellen von den Blastodermzellen unterscheiden lassen. Der älteste Embryo hatte schon einen Zustand erreicht, in dem nach den später zu beschreibenden Verlagerungen die Urkeimzellen in zwei Gonadenanlagen gegliedert am Dotter liegen. In den sechs Fällen lag die Anzahl der Urkeimzellen zwischen 23 und 26. Ob diese Schwankungen auf Fehlern beim Auszählen oder auf einem Wechsel der Anzahl an tatsächlich vorhandenen Urkeimzellen beruht, wage ich nicht zu entscheiden. Wichtig ist aber, daß die gefundenen Zahlen von 16 und 32, den nächstgelegenen Zahlen, die eine Potenz von 2 darstellen, soweit entfernt sind, daß die *Ableitung von einer früh determinierten Urkeimzelle, deren Abkömmlinge sich gleich oft geteilt hatten, auszuschließen* ist. Damit ist der Fall der Genese der Urkeimzellen bei *Habrobracon* sicher nicht unter die bisher bekannten Fälle einer frühen Determination, wie bei *Miastor* und *Chironomus confinis*, einzuordnen.

Zusammenfassend ließe sich sagen: Bei *Habrobracon juglandis* ASH. liegt ein Typus der Determination der Urkeimzellen vor, der durch die *späte Determination von potentiell identischen Furchungskernen während*

der *Blastodermbildung* charakterisiert wird. Die Kerne kommen während der zentrifugalen Wanderung zufällig in das Polplasma, daß sie determiniert, wobei das Polplasma nicht mehr durch chromophile Substanzen kenntlich gemacht ist.

IV. Die Bildung der Gonadenanlagen während der Embryonalentwicklung.

1. Die Einwanderung der Urkeimzellen.

Durch den vollständigen Schluß des Blastoderms auch am hinteren Pol war der Abschluß der Polzellen vom Eiinnern ein vollständiger geworden. Dieser Zustand bleibt jedoch nicht lange erhalten. Noch bevor die Bildung der Keimblätter beginnt, kann man die *Durchwanderung der Urkeimzellen durch das Blastoderm in das Eiinnere* feststellen. Abb. 3 c zeigt ein Stadium, in dem sich zwischen die Zellen des Blastoderms die Urkeimzellen einschieben, und das gleiche Abb. 3 d in etwas fortgeschrittenerer Phase. Während oben erst eine Zelle im Blastoderm liegt, sieht man jetzt alle Urkeimzellen in einer Lücke des Blastodermepithels. Außerdem ist es auf diesem Schnitt deutlich, daß die Einwanderung nicht zentral am Pol in der Richtung der Eiachse nach vorn erfolgt, sondern daß die Durchtrittsstelle der einen Seite des Eies genähert ist. Auf älteren Sagittalschnitten erweist es sich, daß die Seite, an welcher die Urkeimzellen liegen, die Ventralseite des Embryos ist, und da außer der Durchwanderung in der Richtung der Eiachse bis zu diesem Stadium keine weiteren Verlagerungen der Urkeimzellen festgestellt werden konnten, kann man sagen, daß die *Urkeimzellen der Ventralseite genähert einwandern*. Durch die Einwanderung der Urkeimzellen wird also zuerst im Embryo die *bilaterale Symmetrie* angedeutet. Frontalschnitte zeigen, daß die Einwanderung in der Medianebene erfolgt (Abb. 3 e). Gleichzeitig stellt Abb. 3 e den Abschluß des Durchwanderungsprozesses dar. Das Blastoderm ist wieder fast geschlossen. Die letzten Polzellen liegen noch zwischen den Blastodermzellen eingekeilt, während zwischen Blastoderm und Dotter sich die ganze Masse der Urkeimzellen ausgebreitet hat. Der Keim ist unterdessen zweischichtig geworden.

2. Die Bildung des unteren Blattes.

Die Bildung der unteren Keimesschicht läßt sich an Embryonen dieses Alters gut auf Querschnitten verfolgen. Man kann an einem Embryo fast alle Entwicklungsstadien erkennen. In der Mitte zwischen den beiden Polen liegen die ältesten und in der Nähe der Pole die jüngsten Stadien dieses Prozesses, durch den das Blastoderm der Dorsalseite und der Ventralseite sich von nun an unterscheidet. An der Ventralseite wird, symmetrisch zur Medianen, das Blastoderm mehrschichtig. Die Kerne sind unregelmäßig über diese Verdickung verteilt. Sehr deutlich ist

diese „Mittelplatte“, wie sie bei *Chalicodoma muraria* (CARRIÈRE und BÜRGER 1897) auch auftritt, an den Seiten durch Blastodermwülste begrenzt. Man kann sie auf diese Weise gut vom übrigen Blastoderm abgrenzen. Abb. 4 a stellt

den ventralen Abschnitt des Querschnittes durch einen Embryo dar. Da die

Schnitttrichtung jedoch nicht genau senkrecht zur

Eiachse gestanden ist, scheint die eine Seite der Mittelplatte der anderen voraus zu eilen. So ist auf der rechten Seite der Abb.

4 a noch ein kontinuierlicher Übergang vom Blastoderm zur Mittelplatte, während links sich bereits eine kleine Einsenkung zwischen Mittelplatte und

Blastoderm bemerkbar macht und sich die Mittelplatte unter das Blastoderm zu schieben beginnt.

Daß es sich bei der Versenkung der Mittelplatte, die damit zum unteren Blatt wird, um zwei verschiedene Prozesse handelt, zeigen weitere Entwicklungsstadien, die von einem anderen Embryo stammen (Abb. 4 b und c): Einmal wulsten sich die

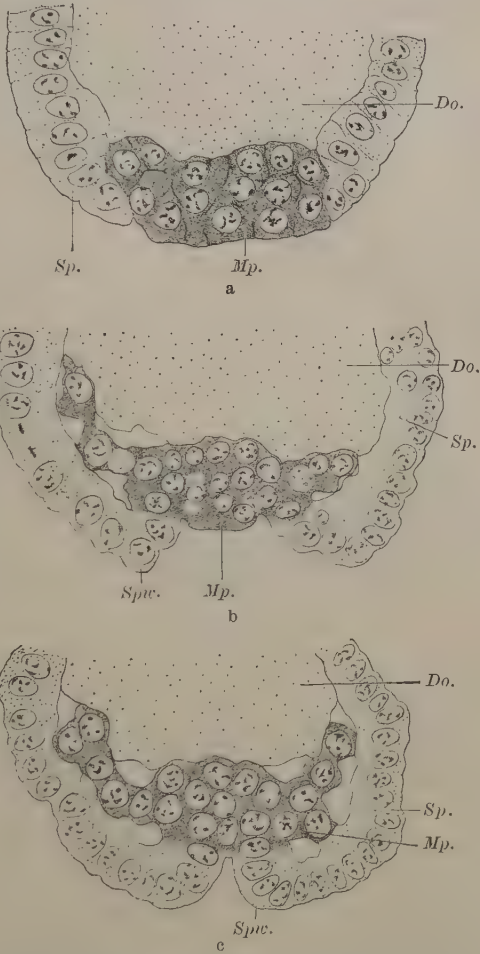


Abb. 4. Bildung des unteren Blattes. Querschnitte durch die Ventralseite des Eies; Vergr. 600:1. a Ausbildung der Mittelplatte in der Medianen. b Versenkung der Mittelplatte unter das Blastoderm durch Überschiebung des Blastoderms und Wanderung der Mittelplattenzellen zwischen Dotter und Blastoderm; Ausbildung der Seitenplattenwülste. c Die Seitenplattenwülste kurz vor der Vereinigung. — Do. Dotter, Mp. Mittelplatte, Sp. Seitenplatte, Spw. Seitenplattenwulst.

Blastodermränder der Mittelplatte auf und berühren sich auf dem am weitest fortgeschrittenen Stadium (Abb. 4 c), ohne jedoch den Zusammenhang

mit der darunter liegenden Mittelplatte zu verlieren; und andererseits schieben sich die seitlichen Partien der unter den Wülsten liegenden Mittelplatte zwischen Dotter und Blastoderm ein.

Ob nur die verdickte Mittelplatte unteres Blatt abgibt, oder ob bei der Überwachsung der Mittelplatte durch die seitlichen Blastodermwülste noch seitlich an die Mittelplatte angrenzendes Blastoderm mit ins Eiinnere versenkt wird, wie CARRIÈRE das für *Chalicodoma* beschreibt, vermag ich nicht sicher zu entscheiden. Ich konnte jedenfalls niemals beobachten, daß die Wülste sich zu Falten umbildeten, die in der Medianen zusammenwachsen. Nachdem die Wülste das Stadium der Abb. 4 c erreicht haben, scheint die Versenkung der Mittelplatte, und damit die Differenzierung der beiden ersten Keimblätter, beendet zu sein. Das äußere Blatt entspricht dem *Ektoderm*, das Innere dem *Mesoderm*.



Abb. 5. Querschnitte durch das Ei während und nach der Versenkung der Mittelplatte. Vergr. 500:1. a Die Seitenplattenwülste noch nicht vereinigt; die Seitenplatten deutlich abgegrenzt von dem dünn ausgezogenen dorsalen Blastoderm. b Nach der Versenkung der Mittelplatte; das Mesoderm weicht aus der Medianen dorsalwärts; das Ektoderm vor allem ventral stark verdickt; dorsal Blastodermrest. — Bl. Blastoderm, Do. Dotter, Ek. Ektoderm, Mes. Mesoderm, Mp. Mittelplatte, Sp. Seitenplatte, Spw. Seitenplattenwulst.

Die seitlichen Blastodermportionen bezeichnet man wohl auch als Seitenplatten. Diese setzen sich nicht nur ventral gegen die Mittelplatte, sondern auch dorsal gegen die stark verdünnten Partien des Rückenblastoderms ab (Abb. 5 a). Durch die Bildung der Mittelplatte und die Auffaltung der Seitenplattenwülste ist der ganze Keim ventral konzentriert worden. Dabei wird die Dorsalseite des Keimes stark verdünnt, so daß der Dotter nur noch von einer dünnen Haut bedeckt ist, die wenige Kerne enthält. Es ist ein typischer *Keimstreifen* an der Ventralseite ausgebildet, der während der Versenkung der Mittelplatte schon die Anfänge einer Segmentierung zeigt. Die durch die Seitenplattenwülste gebildete Rinne, die sogenannte „*Primitivrinne*“, erhält sich noch lange. Dann schließen sich die Wülste in der ventralen Medianlinie zusammen. Das Mesoderm zieht sich immer weiter aus der Medianen

zurück und rückt zwischen Seitenplatten und Dotter dorsalwärts. Abb. 5 b zeigt, wie sich das untere Blatt in zwei seitliche Platten geteilt hat, die sich bis an den dorsalen Rand des Ektoderms zwischen Dotter und Ektoderm vorgeschoben haben. Die Ventralseite des Ektoderms ist mächtig verdickt.

3. Die Entwicklung der drei Darmabschnitte und der Embryonalhülle.

Während längs des ganzen ventralen Keimstreifens die Abfaltung des unteren Blattes zum Abschluß kommt, setzen an den Polen Vorgänge ein, die einer besonderen Analyse bedürfen. An den Polen schlägt sich

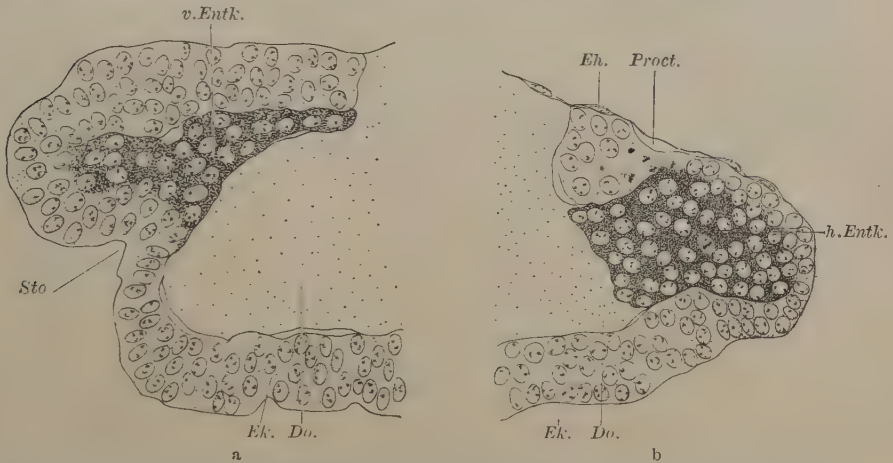


Abb. 6. Die Anlage der Darmabschnitte und der Embryonalhülle. Mediane Sagittalschnitte. Vergr. 500 : 1. a Am vorderen Pol: Keimstreif bis auf die Dorsalseite reichend. Am Pol die Vorderdarneinstülpung, an deren Dach der vordere Entodermkeim ansetzt. b Am hinteren Pol: Der Keimstreif auch hier bis auf die Dorsalseite reichend. Die Enddarmanlage liegt dorsal. Am Pol der hintere Entodermkeim, dessen Ränder in die Enddarmanlage und das ventrale Ektoderm übergehen. — Do. Dotter, Eh. Embryonalhülle, Ek. Ektoderm, h. Entk. hinterer Entodermkeim, Proct. Enddarmeinstülpung, Sto. Vorderdarneinstülpung, v. Entk. vorderer Entodermkeim.

der Keimstreif auf die Dorsalseite des Eies um. Abb. 6 a gibt einen medianen Sagittalschnitt durch den vorderen Pol des Embryos wieder. Man sieht deutlich, wie das Ektoderm auf die Dorsalseite übergreift. Am Pol ist eine Einstülpung wahrzunehmen, die schräg nach hinten und dorsal zeigt: Die *Anlage des Vorderdarmes*. Vom Dach dieser Anlage geht eine Zellwucherung aus, die sich nach hinten an der Dorsalseite ausbreitet und als *vorderer Entodermkeim* anzusprechen ist.

Die analogen Bildungen am hinteren Pol zeigt Abb. 6 b im medianen Sagittalschnitt des Hinterendes des gleichen Embryos, dessen Vorderpol in 6 a dargestellt ist. Das ventrale Ektoderm geht am Pol in einen großen Zellhaufen über, der nahezu den ganzen Pol einnimmt und dorsal an eine Ektodermverdickung angrenzt, die eine kleine Delle zeigt. Letztere ist die *Anlage des Enddarms*, die, im Gegensatz zur Vorderdarmanlage,

dorsal angelegt, sich in ventraler Richtung einstülpt. Außerdem beginnt die Bildung der Enddarmeinstülpung erst später als die des Vorderdarms (vgl. 6 a und 6 b). Der große Zellhaufen am Pol stellt die Anlage des *hinteren Entodermkeimes* dar. Auf späteren Stadien trennt er sich vom Blastoderm, von dem er seine Entstehung nahm und rückt nach vorn, indem er den Dotter umwächst und sich mit dem ihm entgegenwachsen den vorderen Entodermkeim vereinigt. Das Ektoderm dieser Stadien geht dann direkt in das Enddarmepithel über. Diese Entstehung des Entoderms ist ähnlich der bei *Chalicodoma muraria*; nur entsteht die Enddarmeinstülpung dort ebenso, wie die Vorderdarmeinstülpung, innerhalb des Wucherfeldes, von dem aus der Entodermkeim gebildet wird.

Über die Bildung der Embryonalhülle kann ich nur soviel sagen, daß das dünne Blastoderm der Dorsalseite sich von den Rändern des Keimstreifens löst und von dort aus als einschichtige Hülle den Keimstreifen umwächst, d. h. eine Pseudoserosa bildet (Abb. 6 b), wie sie für Hymenopteren typisch ist. Dieser Prozeß geht zur Zeit der Enddarmeinstülpung vor sich. Ob das Hüllenblastoderm die ganze Embryonalhülle aus eigenem Material liefert, oder ob das Ektoderm durch Abspaltung von Zellen zu ihrer Bildung beiträgt, bleibe dahingestellt. Auf den folgenden Schnittbildern habe ich die Hülle nicht mit eingezeichnet, da sie bedeutungslos für das Verständnis der Schnitte ist.

4. Die Urkeimzellen zur Zeit der Mitteldarmbildung.

Auf dem Stadium der Abb. 3 e lagen die Urkeimzellen zwischen Dotter und unterem Blatt in einem kompakten Haufen. Die letzten Zellen hatten die Durchwanderung des Blastoderms noch nicht vollendet. Abb. 7 a stellt einen Embryo dar, bei dem die Einstülpung des Enddarms eben begonnen hat. Man findet außen das Ektoderm und als dicke Zellmasse darunter das Mesoderm, das die Urkeimzellen umgibt. Diese liegen jedoch nicht mehr kompakt in einem Haufen zusammen. *Die Gruppe der Urkeimzellen schnürt sich in zwei Gonadenanlagen durch*, die auf dem Schnitt nur noch wenig zusammenhängen. Die linksgelegene Gonadenanlage ist nur angeschnitten. Das Ende dieser Entwicklung zeigt Abb. 7 b. Die Urkeimzellen liegen in zwei geschlossenen Päckchen nun nicht mehr zwischen Dotter und Mesoderm bzw. im Mesoderm, sondern zwischen Entoderm und Mesoderm. Die Zellen des hinteren Entodermkeimes sind nach vorn gewandert und haben dort von der Dorsalseite her den ganzen Dotter umwachsen, so daß wir jetzt einen geschlossenen Mitteldarm vor uns haben. Die Enddarmeinstülpung hat sich vertieft und ist zwischen den Gonadenanlagen eingedrungen.

An diesen macht sich eine sehr wichtige Veränderung bemerkbar. Es treten einige Zellen mit langgestreckten und meist kleineren Kernen an der Peripherie auf, die in der Färbung des Plasmas und der Helligkeit

ihrer Kerne sich durch nichts von den Urkeimzellen unterscheiden. Sie gehören offenbar zu dem kompakten Verband der Urkeimzellen und lassen sich deutlich von den angrenzenden Mesodermzellen trennen. Manche Zellen könnte man als Übergang zwischen Urkeimzellen und diesen langgestreckten Zellen ansehen, die später die *Hülle der Gonadenanlage* bilden.

Für eine Ableitung der Hüllzellen der Gonadenanlage von den Urkeimzellen ist bisher nur WITLACZIL bei Aphiden (1884) eingetreten. Die Gonadenanlagen liegen bei diesen Tieren in der Medianen des Keimstreifs, die vom Mesoderm entblößt ist. WITLACZIL und WILL, die beide Aphiden untersucht haben, kommen zu dem Ergebnis, daß eine Ableitung der Hülle vom Mesoderm unmöglich ist.

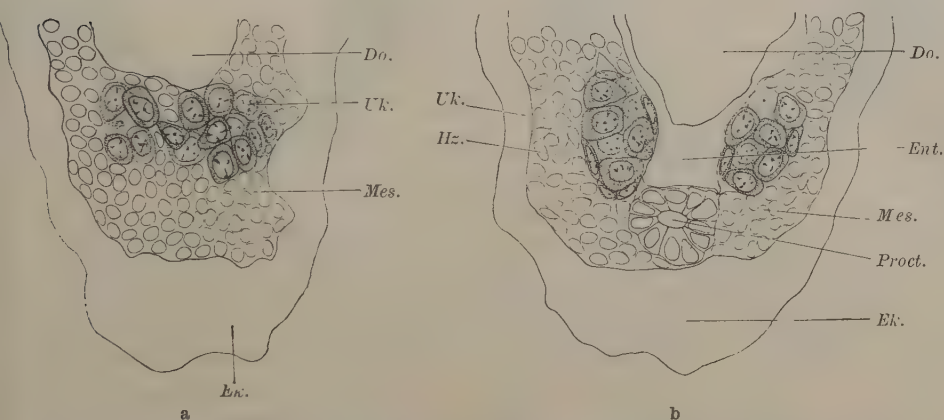


Abb. 7. Durchschnürung des Urkeimzellhaufens in zwei Gonadenanlagen. Frontalschnitte durch den hinteren Eipol. Vergr. 600. a Beginn der Durchschnürung; zwischen Ektoderm und Dotter das Mesoderm; in der Nähe des Dotters, im Mesoderm, die Urkeimzellen. b Die Urkeimzellen in zwei Gonadenanlagen getrennt zwischen Entoderm und Mesoderm. Bildung der Hüllzellen durch periphere Zellen der Gonadenanlage; median zwischen Entoderm und Ektoderm, das Mesoderm in eine linke und rechte Hälfte teilend, die Enddarminstülpung. — Do., Dotter, Ek., Ektoderm, Ent., Entoderm, Hz., Hüllzellen, Mes., Mesoderm, Proct., Enddarminstülpung, Uk., Urkeimzellen.

Nach den Angaben WITLACZILS platten sich die peripheren Urkeimzellen ab und legen sich zu einer Epithelschicht aneinander; das ist ein Vorgang, wie er meinen Präparaten entspricht. WILL verhält sich skeptischer; ohne eine positive Aussage zu machen, bezweifelt er nur die Bildung der Hülle aus den Urkeimzellen auf diese direkte Weise.

Wenn auch mit der Ausbildung der Hülle die Anzahl der Urkeimzellen anwächst, selbst dann, wenn man die Hüllzellen nicht einrechnet, so konnte ich doch niemals Mitosen unter den Urkeimzellen bis über die Maden- und Vorpuppenstadien hinaus finden. Die Teilungen scheinen sehr rasch vor sich zu gehen.

5. Die Endstadien der Embryonalentwicklung im Ei.

Diese sind charakterisiert durch den *Rückenschluß* und die *Bauchmarkbildung*. Abb. 8 a zeigt ein Stadium, bei dem sich die Anlage der

Ganglien schon deutlich vom übrigen Ektoderm absetzt. Das Ektoderm hat den Rückenschluß hergestellt. Der Dorsalteil hat nichts zu tun mit

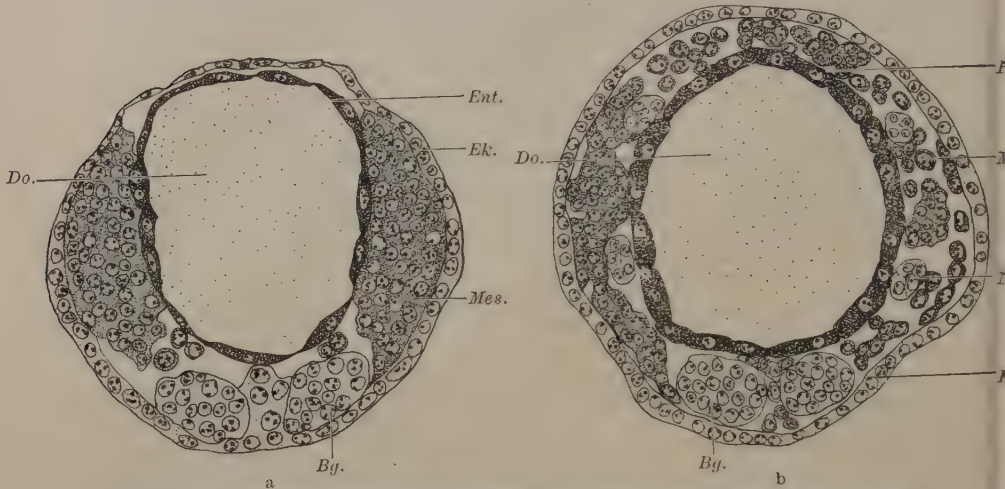


Abb. 8. Späte Stadien der Embryonalentwicklung. Querschnitte durch den Embryo. Vergr. 600. a Embryo nach eben vollendetem Rückenschluß; Bildung des Bauchmarks vom Ektoderm aus; seitlich zwischen dem Ektoderm- und Entodermepithel das Mesoderm; dorsal und ventral kein Mesoderm. b Embryo kurz vor dem Sprengen der Eihülle; Mesoderm zwischen dem Ektoderm und Entoderm gleichmäßig auch über die Dorsalseite verbreitet, ventral Bauchganglion; zwischen den Mesodermzellen seitlich die Querschnitte der Anlage der vier MALPIGHISCHEN Gefäße. — Bg. Bauchganglion, Do. Dotter, Ek. Ektoderm, Ent. Entoderm, Mes. Mesoderm, Mg. MALPIGHISCHES Gefäß.



Abb. 9. Frontalschnitt durch einen Embryo kurz vor dem Madenstadium. Vergr. 600. Die beiden Gonadenanlagen mit Hüllzellen; Enddarm, vorn in Malpighische Gefäße sich fortsetzend. Vorn angeschnittenes Mitteldarmepithel. — Ek. Ektoderm, Fe. Fettzellen, Hz. Hüllzellen, Mg. MALPIGHISCHES Gefäß, Mi. Mitteldarmepithel, Mu. Muskelzelle, Proct. Enddarneinstülpung, Uk. Urkeimzellen.

dem vorher dort lagernden Blastoderm, das zur Embryonalhüllenbildung verbraucht wurde. Diese ist auf diesem Stadium als geschlossener Sack rings um den Embryo festzustellen. Das Entoderm hat um den Dotter herum den Mitteldarm gebildet. Zwischen Ektoderm und Entoderm liegt als kompakte Schicht links und rechts das Mesoderm, das noch nicht auf den Rücken hinaufreicht.

In der nächsten Zeit (Abb. 8b) breiten sich Me-

sodermzellen gleichmäßig rings um das Entoderm in dem Raum zwischen ihm und dem Ektoderm aus. Das Ektoderm, das auf der letzten Abbil-

dung am Rücken noch lange, spindelförmige Zellen zeigte, die auf den eben erfolgten Rückenschluß hinwiesen, zeigt jetzt auch am Rücken die gleiche regelmäßige Zellanordnung, wie an der übrigen Peripherie des Embryos. Das Entoderm stellt ein dickes einschichtiges Epithel dar, dessen Zellen zahlreiche Vakuolen enthalten.

Die MALPIGHI'schen Gefäße entstehen in diesem Stadium als Ausstülpungen des Enddarmes. Ihre Querschnitte zeigt Abb. 8 b; in dem Frontalschnitt Abb. 9 sind sie längs getroffen. Der After ist in diesem Stadium bereits auf die Ventralseite verlagert, wie man auf Sagittalschnitten beobachten kann.

V. Aufbau der Geschlechtsorgane während der Postembryonalentwicklung.

Während der *Madenstadien* zeigen sich keinerlei sonderliche Veränderungen im Aufbau der Geschlechtsorgane (Abb. 10). Die Hülle um die Gonadenanlage ist vollendet, wenn man auch an manchen Stellen eine solche nicht isolieren kann, da die Hülle dazu bisweilen zu dicht der Gonadenanlage aufliegt. Die charakteristische Helligkeit der Färbung der Urkeimzellen, die sie vorher in einem Zellverband immer leicht erkennen ließ, verliert sich jetzt. Mit der wachsenden Anzahl der Zellen nimmt die Größe der Gonadenanlage sehr zu. Sie streckt sich im wesentlichen dorsolateral und bildet damit jetzt erst eine deutliche Längsachse aus. Abb. 10 zeigt den Querschnitt durch eine solche Gonadenanlage bei einem schrägen Frontalschnitt durch das ganze Tier. Charakteristisch für die späteren Madenstadien ist der ungeheuer stark aufgeblähte Mitteldarm, der von vakuolenreichen, riesig angeschwollenen Mitteldarmzellen umgeben ist. Auf dem Stadium der ausgewachsenen Made hat man den Eindruck, eine große Nährmasse, die von einer dünnen Gewebeshülle umgeben ist, vor sich zu haben.

Die Lage der in dorsolateraler Richtung gestreckten Gonadenanlagen am Enddarm bleibt während der weiteren Postembryonalentwicklung bis in die Puppenstadien im wesentlichen erhalten. Abb. 11 zeigt dies für die Lage der männlichen Gonadenanlage eines Tieres im Vorpuppen-

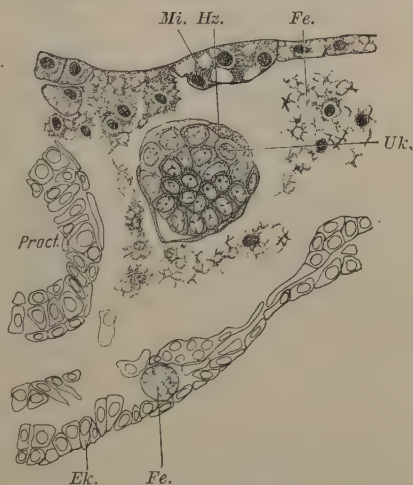


Abb. 10. Junge Made; schräger Frontalschnitt durch das Hinterende des Tieres; nur eine Hälfte ist gezeichnet. Gonadenanlage, von Hüllzellen umgeben. Vergr. 600. — Ek. Ektoderm, Fe. Fettzelle, Hz. Hüllzellen, Mi. Mitteldarmepithel, Pract. Enddarmeinstülpung, Uk. Urkeimzellen.

stadium. Bemerkenswert ist nur noch, daß bei dem später stärker einsetzenden Längenwachstum, vor allem des Ovars, dieses, der Krümmung des Mitteldarms sich anpassend, sich nach vorn und dorsal ausdehnt und später, noch vor dem Schlüpfen des Tieres, in Windungen legt.

Mit dem Ende des Madenstadiums, kurz vor dem Einspinnen der Made, erkennt man Veränderungen an einem Teil der Gonadenanlagen, die der erste Ausdruck einer *beginnenden Geschlechtertrennung* sind. Abb. 12 a zeigt eine solche Gonadenanlage. Durch langgestreckte Zellen, die in ihrem Habitus ganz den Hüllzellen der Gonadenanlage gleichen, wird eine Kammerung der Urkeimzellen hergestellt. Die Urkeimzellen dieser Gonadenanlagen unterscheiden sich durch die kleineren Kerne und

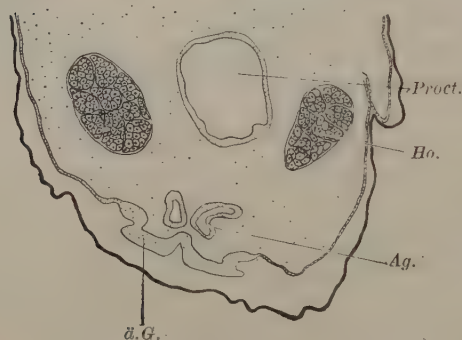


Abb. 11. Ventraler Abschnitt eines Querschnitts durch den hinteren Abschnitt einer männlichen Vorpuppe. Vergr. 250. Ventral in der Medianen eine Zellplatte: Die Anlage der äußeren Geschlechtsorgane. Dorsal davon der Querschnitt zweier Röhren: Die Anlagen der Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen. Links und rechts vom Darm, mit dorsolateraler Längsachse, die männlichen Gonadenanlagen. — Ag. Ausführungsgang der Geschlechtsdrüse, ä.G. Anlage der äußeren Geschlechtsorgane, Ho. Hodenanlage, Proct. Enddarmeinstülpung.

Plasmahöfe deutlich von den Urkeimzellen in den Gonadenanlagen anderer, gleichalteriger Tiere, in denen die Gonadenanlagen noch das Aussehen derjenigen in jungen Maden haben (Abb. 12 b). Während aus der ersteren Gonadenanlage der Hoden wird, entwickelt sich die letztere zum Ovar.

Maden während des Einspinnens zeigen diese Geschlechtsdifferenz deutlicher (Abb. 12 c). Die *Kammerung des Hodens* ist noch charakteristischer geworden. Die Zellen zeigen innerhalb der Kammer, die man auch Cysten nennt, typische Anordnung zu

Rosetten. Da ich aber nie Teilungen fand, kann ich nicht aussagen, ob die Zellen einer solchen Rosette aus *einer* Mutterzelle hervorgehen. Diese Rosettenbildung ist charakteristisch für Insektenkeimdrüsen und ist sehr oft beschrieben worden. Zellkoppeln, die die in einer Rosette vereinigten Zellen verbinden und die Spindelrestkörper enthalten, wie das z. B. MEVES (1907) für *Apis mellifica* beschreibt, waren bei *Habrobracon* nicht zu finden. SACHTLEBEN (1918) hat diese Gruppen bei *Chironomus* in der undifferenzierten Keimdrüse vorgefunden, konnte aber die Ableitung der Rosettenzellen von *einer* Mutterzelle auch nicht nachweisen. Im *Ovarium* findet sich in allen nun folgenden Entwicklungsstadien niemals eine ähnliche Rosettenbildung. Die Herkunft der kammerbildenden Zellen läßt sich nicht feststellen, doch scheinen auch sie aus Urkeimzellen hervorzugehen; denn es lassen sich anfänglich Übergänge

feststellen, und es findet sich nirgends ein Anhaltspunkt dafür, daß von den Wandzellen Zellamellen ins Innere wuchern.

Das Ovarium des entsprechenden Altersstadiums (Abb. 12 d) zeigt außer der Größenzunahme noch immer den bekannten Aufbau. Das ändert sich erst während der Periode der *eingesponnenen Made*. Beide Geschlechtsdrüsen machen innerhalb dieses Zeitabschnittes eine ungeheure Größenzunahme durch.

Querschnitte durch Hoden (Abb. 13 a) und Ovarium (Abb. 13 b) zeigen dies. Im Hoden ist die Rosettenanordnung der Zellen noch angedeutet, doch enthalten die meisten Kammern nicht nur eine Rosette (wie in Abb. 12 c), sondern mehrere solche Zellanordnungen.

Am weitesten aufgelöst ist diese bei den kleinen Zellen der zentralen Partien. Das Weibchen zeigt in diesem Alter die ersten Umwandlungen der Keimdrüse. Das Größenwachstum ist mit einer Längsstreckung des Ovars verbunden. Jede der

beiden Gonadenanlagen gliedert sich in zwei Eiröhren, und zwar schreitet die Durchschnürung von dem dorsalen Ende nach ventral vor. Man findet auf Querschnitten durch das Ovarium Stadien, bei denen die ventralen Abschnitte noch deutlich zusammenhängen, während die dorsalen schon getrennt sind (Abb. 13 c). Im Gegensatz dazu bildet im Männchen jede Gonadenanlage nur einen Hodenschlauch.

Gleichzeitig deutet sich die *erste Differenzierung unter den Urkeimzellen* des Ovars an, das noch immer mit seiner Längsachse schräg dorsal gerichtet ist. Es zeigt in seinem ventralen Abschnitt abgeplattete Zellen, die vor allem ganz unten deutlich verklumpende Kerne enthalten (Abb. 13 b).

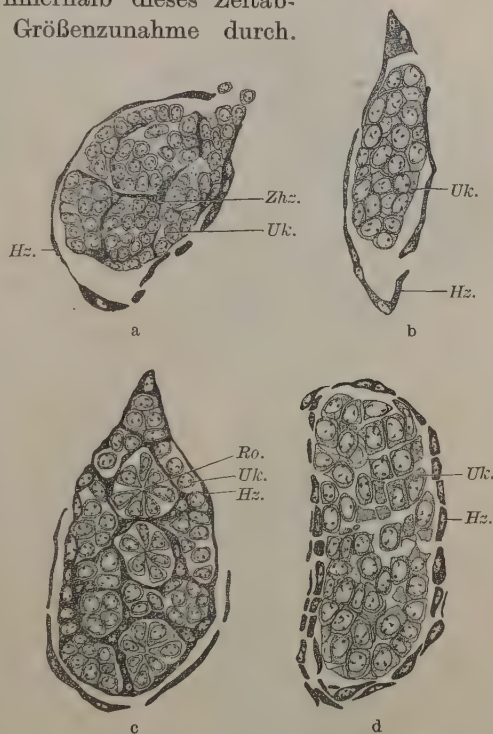


Abb. 12. Ausbildung der Geschlechtsdifferenzen in den Gonadenanlagen. Längsschnitte durch Gonadenanlagen ausgewachsener Maden (a u. b) und von Maden während des Einspinnens (c u. d). Vergr. 600. a Beginn der Zystenbildung in der männlichen Gonadenanlage. b Weibliche Gonadenanlage dieses Stadiums unverändert gegenüber dem Stadium der Abb. 10. c Ausgeprägte Rosettenanordnung der Zystenzellen der männlichen Gonadenanlage. d Wachstum der weiblichen Gonadenanlage. — Hz. Hüllzellen, Ro. Rosette, Uk. Urkeimzelle, Zhz. Zysten-hüllzelle.

Frühestens in dem eben beschriebenen Stadium, sonst aber im Vorpuppenstadium, erfolgt eine Verbindung der Geschlechtsdrüsen mit den von außen her angelegten Ausführungsgängen. Am Hinterende des Tieres bemerkt man schon bei eben eingesponnenen Maden (Abb. 11)

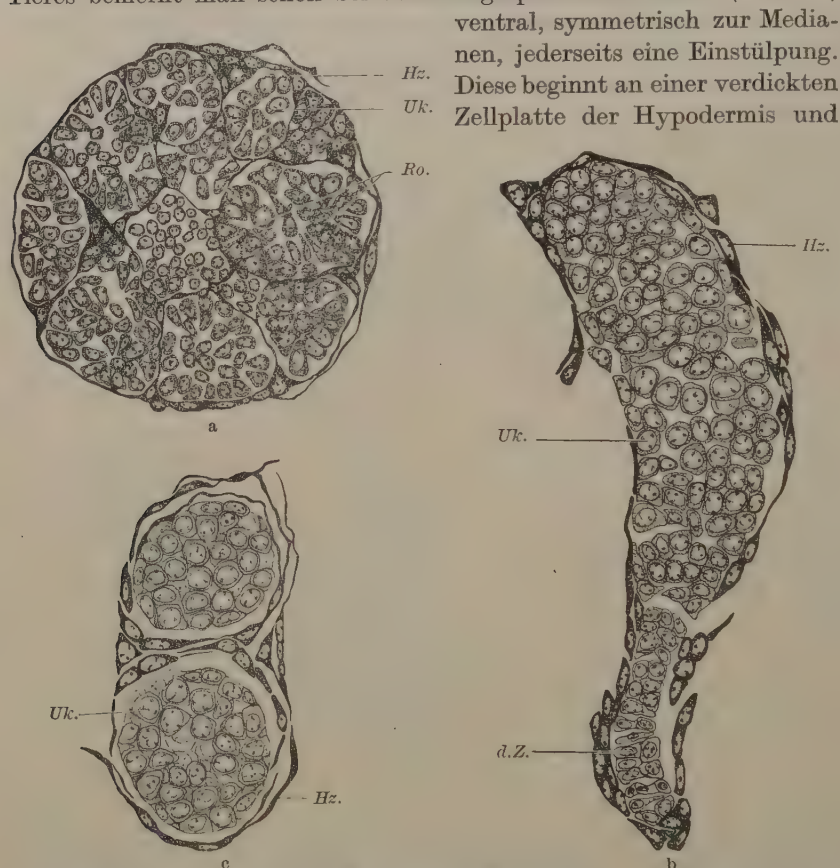


Abb. 13. Die Gonadenanlagen in der eingesponnenen Made. Vergr. 600. a Querschnitt durch eine männliche Gonadenanlage. Starke Größenzunahme gegenüber Abb. 12c; in den zentralen Zysten Auflösung der Rosetten; einige Zysten mehrere Rosetten gleichzeitig in ihrem Inneren enthaltend. b Ovaranlage im Längsschnitt; starkes Wachstum gegenüber Abb. 12d, im ventralen (basalen) Ovarabschnitt degenerierende Zellen. c Ovaranlage im Querschnitt; die Ovaranlage einer Seite in zwei Eischläuche gegliedert (pro Tier also 4 Eischläuche). — d.Z. degenerierende Zelle, Hz. Hüllzelle, Ro. Rosette, Uk. Urkeimzelle.

wächst auf die Gonadenanlage zu. Nachdem die Einstülpungen im Vorpuppenstadium sich an den ventralen Abschnitt der Gonadenanlagen gelegt haben, verschmelzen sie mit ihnen, lassen aber noch lange eine Trennungswand bestehen. Mit dem Puppenstadium münden die Einstülpungen nicht mehr getrennt nach außen, sondern werden in einen gemeinsamen Gang aufgenommen, der von den äußeren Geschlechts-

organen gebildet wird, die ihrerseits aus der obenerwähnten Zellplatte hervorgehen.

Die Weiterentwicklung der Hodenzellen habe ich von nun ab nicht mehr in ihren einzelnen Entwicklungsstadien bis zum fertigen Spermium verfolgt. Nur soviel: Vom Puppenstadium ab findet man die ersten Reifungsteilungen.

Diese erfolgen immer synchron für eine ganze Kammer (Abb. 14 a).

In den ventralen Abschnitten findet man schon die ersten Umbildungsprozesse, die die Abkömmlinge der

Reifungsteilung durchmachen. Einen Überblick über die Entwicklungsstadien der Spermien gibt Abb. 14 b, die einen Längsschnitt durch einen Hoden eines schlüpfreifen Tieres darstellt. Apikal findet man die großen Zellen der Cysten der Endkammern. Weiter basal folgen Cysten mit zahlreichen kleinen Zellen. Zwischen diesen und den apikalen Kammern findet man auf anderen Schnittserien der Schnittserie Cysten, die (wie Abb. 14 a) die Reife-

teilung zeigen. Weiter basal folgen in Ausbildung begriffene Spermien. An der Ausführungsöffnung schließlich findet man Bündel fertiger Spermien. Diese Spermienbündel treten bereits am Tage vor der Schlüpfreife, d. h. im letzten Puppenstadium, auf. Während aber zu dieser Zeit im Samenleiter niemals Spermien zu sehen sind, treten sie mit der Schlüpfreife in jenen ein.

Der ventrale Abschnitt des Ovars zeigt mit fortschreitendem Puppen-



Abb. 14. Stadien der Spermienentwicklung. Vergr. 600. a Zyste mit Reduktionsteilungen aus der Hodenanlage eines Tieres zu Beginn des Puppenstadiums. b Hoden eines schlüpfreifen Tieres im Längsschnitt. Dorsal die Endkammer, ventral die reifen Spermienbündel. Dazwischen die Übergangsstadien der Spermienentwicklung. *Edk.* Endkammer, *H.z.* Hüllzelle, *Rt.* Reifeteilung, *Spb.* Spermienbündel, *Sp.II.* Spermatozyte 2. Ordnung.

stadium eine immer stärkere Degeneration. Die Kerne dieser Zellen sind vollkommen verklumpt. Die Länge des Eischlauches nimmt immer mehr

zu. In den Eischläuchen von Puppen, deren Entwicklungsstadium durch die tief-schwarze Pigmentierung nur der Augen und Ocellen charakterisiert ist, findet man die *ersten Oozyten*, die sich durch den großen Kern und den wachsenden Plasmahof von dem sonst homogenen Zellmaterial unterscheiden (Abb. 15 a). Ventral liegen die degenerierenden Zellen.

Puppen mit beginnender Pigmentbildung am Kopf und an den Mundwerk-

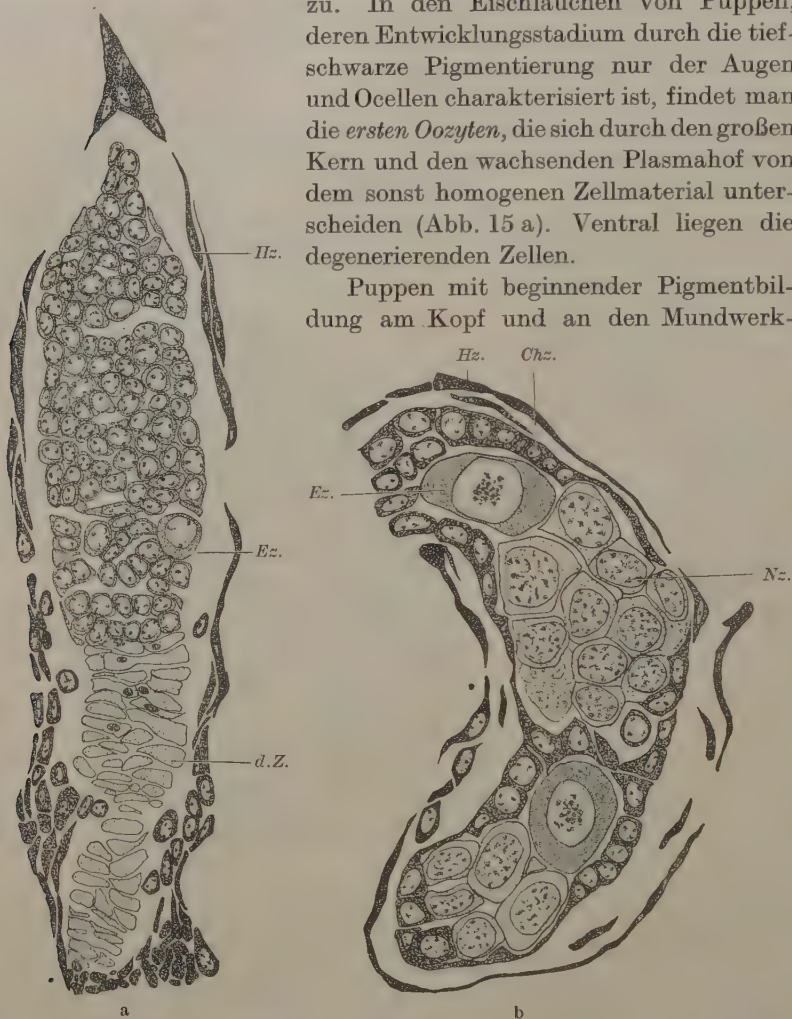


Abb. 15. Ovaranlagen der Puppenstadien. Vergr. 600. a Ovaranlage einer Puppe mit schwarz pigmentierten Augen und Ozellen im Längsschnitt. Auftreten der ersten Oozyte; ventral degenerierende Zellen. b Bildung der ersten Eikammern einer Puppe mit beginnender Pigmentierung der Mundwerkzeuge. — Chz. Chorionzellen, d.Z. degenerierende Zellen, Ez. Eizelle, Hz. Hüllzelle, Nz. Nährzelle.

zeugen enthalten in ihren Ovarialschläuchen schon typische Eikammern (Abb. 15 b). Die größer gewordenen Oozyten liegen, umgeben von Epithelzellen, in Verbindung mit Nährzellen im Eischlauch. Dieser ist weiterhin stark in die Länge gestreckt. Er hat eine Schlinge gebildet.

Die degenerierenden Zellen des ventralen Abschnittes des Ovars sind bei manchen Tieren dieses Stadiums schon verschwunden. Man sieht bisweilen, wie die jungen Eikammern in diesen Abschnitt hineinrücken und die Reste der aufgelösten Zellen verdrängen.

Einen ganz ähnlichen Vorgang beschreibt MARSHALL (1907) für *Polistes pallipes*. Das Ovar einer jungen Larve stellt in diesem Fall einen Schlauch dar, der im Innern ein Syncytium mit gleichartigen Kernen enthält. Ebenso wie bei *Habrobracon* zeigt der ventrale Abschnitt der Gonadenanlage während der weiteren Entwicklung eine besondere Differenzierung. Er bildet nach MARSHALLS Angaben ein Lumen aus. Ob dieses durch Degeneration von Zellen entsteht, wird nicht beschrieben. Er nennt diesen Abschnitt im Vergleich mit anderen Insekten Ovidukt, ohne auf die Schwierigkeit einer Deutung dieses Abschnittes in diesem Sinne einzugehen.

Vergleicht man jetzt am Schluß der Postembryonalentwicklung die Entwicklung des Hodens mit der des Ovars, so kann man ganz allgemein ein *Vorausseilen in der Entwicklung des Hodens* gegenüber dem Ovar feststellen. Während am Ende des Madenstadiums die weibliche Gonadenanlage noch keinerlei Differenzierungen erkennen läßt, beginnt im Hoden bereits die Rosettenbildung, und im Vorpuppenstadium sind schon die ersten Reifungsteilungen zu finden. Das Ovar zeigt zu dieser Zeit erst die beginnende Degeneration von Zellen im ventralen Ovarabschnitt. Im Puppenstadium treten endlich die ersten Oozyten auf. Dieses Nachhinken des Ovars in der Entwicklung ist bei schlüpfreifen Tieren besonders deutlich. Das schlüpfreife Männchen zeigt schon das ganze Vas deferens mit Spermien erfüllt; das Weibchen dagegen noch nicht ein einziges Ei, das in Reifeteilung eingetreten ist. *Das Weibchen ist also bei der Schlüpfreife noch nicht ablagereif*. Die Erfahrung in bezug auf Kopulation und Eiablage bestätigt das. Frisch von der Puppenhülle befreite, lebensfähige Männchen führen sofort Begattungsversuche aus; die Ablage von Eiern erfolgt dagegen erst am ersten Tage nach dem Schlüpfen.

VI. Das Ovarium der Imago.

Die Eiröhre von *Habrobracon juglandis* ASH. besitzt keinen Endfaden, der distal spitz ausläuft und in sich ein Syncytium von länglichen Kernen enthält, wie es für viele Hymenopteren bekannt ist. Die vier Eischläuche zeigen einen rundlichen Abschluß und zwar hängen die Enden je zweier Eischläuche der gleichen Seite zusammen. Sie sind aber nur durch ein dünnes Gewebe verbunden, das man beim Präparieren der Eischläuche leicht durchreißen kann, so daß die Abtrennung eines einzelnen Eischlauches leicht gelingt. Auf Schnittserien findet man das apikale Ende des Eischlauches mit gleichförmigen Zellen angefüllt (Abb. 16 a), die zum großen Teil Mitosen zeigen. Eine ähnlich ausgeprägte Rosettenanordnung, wie sie im Hoden wahrzunehmen war und wie sie für eine Reihe von Hymenopteren auch im Ovarium gefunden wurde (z. B. *Apis mellifica*

und *Polistes pallipes*), tritt hier nicht auf. Irgendwie durch Zellkoppeln mit Spindelresten zusammenhängende Zellgruppen konnten nicht wahrgenommen werden. Bei fast allen Tieren findet man am apikalen Ende des Eischlauches Mitosen, so daß man diesen hintersten Abschnitt vor allem als Vermehrungszone des Eischlauches ansehen muß. Damit würde dieser Abschnitt der Endkammer anderer Insekten entsprechen.

Nur wenig basal von der Vermehrungszone findet man schon Kerne, die sich durch die Größe von ihren Nachbarkernen unterscheiden: die Kerne von *Oozyten* (Abb. 16 a). Das ist die erste Differenzierung, die sich unter dem bisher homogenen Zellmaterial bemerkbar macht. Die Kerne erscheinen gleichzeitig heller. Deutlicher heben sie sich erst in späteren Stadien von ihrer Umgebung ab. Ihr Volumen ist noch größer geworden, und mit dem steigenden Alter der Oozyten haben sich im Kerninnern große, tief schwarz färbbare Brocken herausdifferenziert (Abb. 16 b), und um den Kern herum ist der Plasmaleib mächtig angewachsen, so daß schon dadurch die Zellen immer gut zu erkennen sind. Hinter jeder Oozyte sieht man eine Gruppe von Zellen, die sich noch nicht weiter differenziert haben, aber deutlich eine Zuordnung zu der betreffenden Eizelle zeigen: Die erste Andeutung der späteren Anordnung der Zellen in eine Ei- und eine Nährkammer. Daß die Vermehrungsteilungen nicht *allein* auf den apikalen Abschnitt des Eischlauches beschränkt sind, zeigt eine Mitose in einer dieser Zellgruppen an. Weiter basalwärts findet man wachsende Oozyten einer dritten Zellart angelagert, die durch kleinere Kerne charakterisiert sind; es sind dies die Epithelzellen oder Chorionzellen. Damit sind die drei wesentlichen Elemente eines Insektenovars vorhanden. In der Entwicklung heben sich zuerst die Eizellen heraus; erst später lassen sich die Chorionzellen von den Nährzellen unterscheiden.

Die Frage der *Herkunft der drei Zellelemente* hat zu großen Kontroversen Anlaß gegeben. Darüber, daß die Nährzellen und die Eizellen aus dem gleichen Zellmaterial hervorgehen, ist man sich einig, da in den Nährzellen eigentlich nur abortive Eier zu sehen sind. Die Epithelzellen hat man dagegen immer wieder versucht, als getrenntes Zellmaterial in der Endkammer neben den Keimzellen (Nähr- und Eizellen) nachzuweisen. Bei den Hymenopteren haben sich nahezu alle Beobachter aber auf den Standpunkt gestellt, daß eine Ableitung aller drei Zellelemente aus einem einheitlichen Zellmaterial anzunehmen sei. Eine neuere Arbeit von MR. L. T. HOGGEN (1920) sagt darüber aus: „With respect to three genera of parasitic hymenoptera *Cynips* and *Rhodites* (Cynipidae) and *Orthopelma* (Ichneumonidae), all three types of cells (oocytes follicle and nurse cells) in the ovary originate from germ cells.“ Bei *Habrobracon* ließ sich in den Ovarien früher Puppenstadien nie ein Unterschied unter den Urkeimzellen feststellen und die Gleichartigkeit der

Zellen erhält sich bei den Imagines in der Endkammer. Wenn man darum die Epithelzellen von einer anderen Zellart ableiten wollte, so müßte man an die Ovarhülle denken, die durch Teilungen Epithelzellen nach innen abgeben würde, zu welcher Vermutung aber jeder Hinweis unter meinen Schnittbildern fehlt. Ein Eindringen der Epithelzellen vom Eiröhrenstiel her in die Endkammer, wie SCHNEIDER (1915) das bei Lepidopteren beschreibt, habe ich nicht beobachtet. Dagegen zeigen zu Beginn der Differenzierung der Zellen in Epithel und Nährzellen die ersteren in der

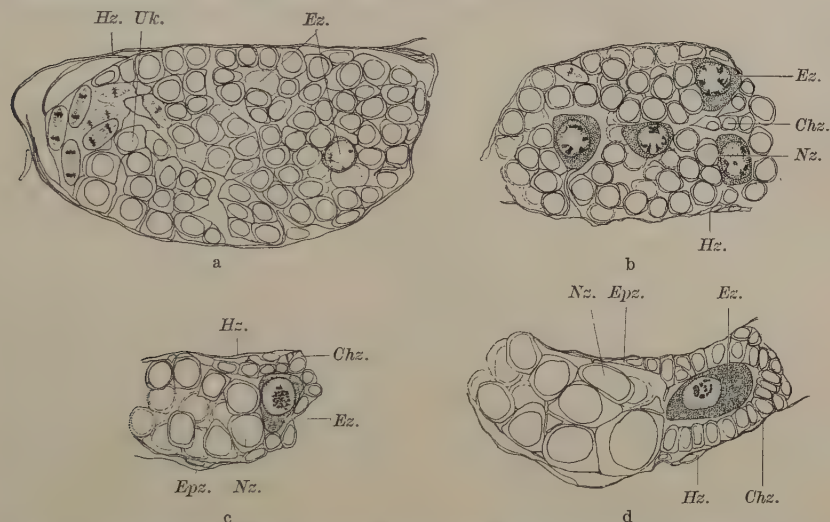


Abb. 16. Die Entwicklungsstadien der Oozyten im apikalen Abschnitt eines Ovarialschlauches einer Imago. Längsschnitte. Vergr. 600. a Zone der Endkammer; apikal Mitosen, basal Auftreten der ersten Oozyten. b Basalwärts auf 16a folgender Abschnitt des Ovarialschlauches; Oozyten anwachsend; Nährkammerbildung angedeutet durch Gruppenbildung von Zellen apikalwärts von jeder Oozyte; vereinzelter Mitosen auch noch in diesem Abschnitt; im basalen Abschnitt erstes Auftreten von Chorionzellen. c Weiter basalwärts von 16b gelegener Abschnitt; Ei- und Nährkammer deutlich getrennt; Epithelzellen das Ei und die Nährkammer umgebend; außen die Wand des Ovarialschlauches. d Größere Eikammer weiter basalwärts; Epithelzellen als einschichtiges Pflasterepithel um das Ei angeordnet. — Chz. Chorionzelle, Epz. Epithelzelle, Ez. Eizelle, Hz. Hüllzelle, Nz. Nährzelle, Uk. Urkeimzellen.

Kernstruktur eine große Ähnlichkeit mit den Kernen der Nährzellen. Daraus wird man auf eine Abstammung aller drei Zellelemente von einem einheitlichen Zellmaterial schließen.

Während der Entwicklung der Geschlechtsdrüsen findet man also dreimal den Prozeß, der zur Differenzierung von *Hüllzellen aus gleichartigem Urkeimzellmaterial* führt:

1. die Hüllzellbildung der Urkeimzellen während der Embryonalentwicklung, 2. die Zystenbildung innerhalb des Hodens, 3. die Epithelzellenbildung der Eikammern.

Gegenüber dem bisher beschriebenen apikalen Abschnitt des Ovars liegt weiter basal eine Zone des Ovarschlauches (Abb. 16 c), in der sich

die bereits angedeuteten *Eikammern in einer Reihe hintereinander im Eischlauch anordnen*. Das weiter sich vergrößernde Ei wird basal und an den Seiten von Epithelzellen umgeben, die sich weiter apikal auch zwischen Ovarhülle und Nährkammer vorschieben und die Nährzellen so in Verbindung mit den Epithelzellen der nächsten Kammer einhüllen. Diese Hülle um die Nährkammer bleibt von nun an erhalten, auch wenn sie durch Vergrößerung der Nährkammern sehr verdünnt wird und auf manchen Schnitten nicht aufgefunden werden kann. Die Nährkammern der einzelnen Eikammern sind jetzt erst gut voneinander zu trennen. Der Eikern ist zu diesem Zeitpunkt noch stärker gewachsen. Die Nährzellen haben, vor allem was die Kerngröße anlangt, mächtig an Volumen zugenommen. Die Anzahl der Nährzellen einer Nährkammer liegt nahe an 15 als Mittelwert. Das würde damit im Einklang stehen, daß vielleicht die Nährzellen und die Eizelle aus einer Mutterzelle durch vier synchrone Teilungen hervorgegangen sind. Da aber, wie oben schon erwähnt, eine deutliche Gruppenbildung im apikalen Ovarabschnitt nicht zu erkennen ist, kann diese Möglichkeit nicht geprüft werden.

Die weiter basal liegenden Eikammern (Abb. 16 d) sind neben der Größenzunahme durch regelmäßige Anordnung der Chorionzellen in einem einschichtigen Epithel charakterisiert. Weiterhin zeigt sich, wie die Epithelzellen sich zwischen Nährzellen und die Oozyten der Eikammern eindringen (Abb. 17 a) und die bisher vom Epithel freie apikale Oozytenseite bedecken, dabei aber einen Verbindungsgang von der Nährkammer zur Oozyte freilassen. Durch diesen bleibt das Ei mit einem Plasmafortsatz immer mit der Nährkammer in Verbindung (Abb. 17 b). An den Kernen der Nährzellen erkennt man bald die ersten Degenerationserscheinungen.

Im Eiplasma treten jetzt die unter dem Namen „*akzessorische Kerne*“ für Hymenopteren bekannten Gebilde auf. Abb. 17 c zeigt solche vom apikalen Rande des auf 17 b dargestellten Eies bei stärkerer Vergrößerung. Bei allen Tieren, die ich untersuchte, treten dieselben zuerst im apikalen Abschnitt der Oozyten auf, und zwar die größte Anzahl an der Stelle, wo der Plasmafortsatz des Eies in die Nährkammer ragt. Ob bei *Habrobracon* die akzessorischen Kerne, wie BUCHNER das will, auf anfangs nackt im Plasma liegende aus dem Eikern ausgetretene „Chromatingranula“ sich zurückführen lassen, kann ich nicht entscheiden. Von dem Plasmafortsatz aus nimmt die Anzahl der akzessorischen Kerne nach dem Einrücken rasch ab, während man sie in den Außenschichten des Eies über den ganzen apikalen Abschnitt des Eies verbreitet findet. Mit wachsendem Alter der Oozyten liegen sie schließlich auch in der Nähe des basalen Eiabschnittes. Niemals jedoch läßt sich eine besondere topographische Beziehung zu dem Eikern oder zu den Nährzellen nachweisen, wie das BUCHNER in vielen Fällen beschreibt. Der Beginn des

Auftretens akzessorischer Kerne fällt in die Zeit des stärksten Wachstums der Eizelle und der anschließend damit erscheinenden Nährzellen-degeneration. Die basal zu dieser Eikammer liegende Eikammer (Abb. 18 a) zeigt schon eine völlig degenerierte Nährkammer und der apikale Abschnitt des Eies, das auf diesem Stadium sein Wachstum abgeschlossen hat, ist bereits durch Epithelzellen von der

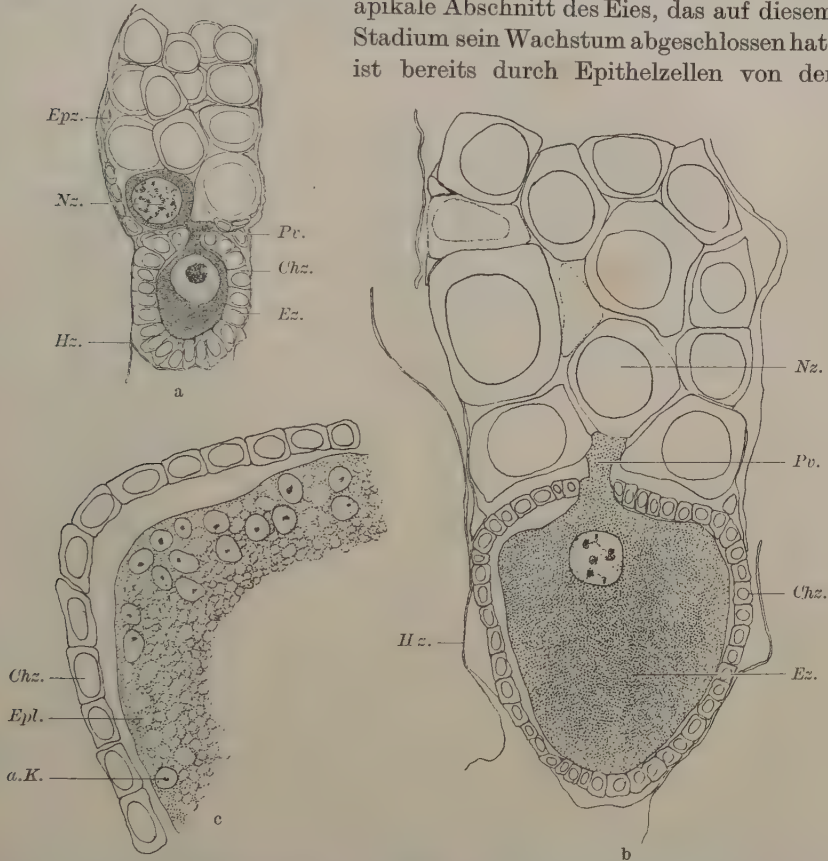


Abb. 17. Weitere Entwicklungsstadien der Eikammern bis zum Auftreten „akzessorischer Kerne“. a Chorionzellen zwischen Ei und Nährkammer gerückt; Nährkammer durch einen Plasmafortsatz noch mit dem Ei in Verbindung. Vergr. 600:1. b Eikammer zur Zeit der Bildung der akzessorischen Kerne; Ei und Nährkammer stark angewachsen; Verbindung mit der Nährkammer vom Ei aus noch vorhanden. Kernstrukturen wenig färbbar. Vergr. 600:1. c Teilbild aus dem Ei-plasma des Eies der Abb. 17 b mit akzessorischen Kernen. Vergr. 1000:1. — a.K. akzessorische Kerne, Chz. Chorionzelle, Epl. Ei-plasma, Epz. Epithelzelle, Ez. Eizelle, Hz. Hülle-zelle, Nz. Nähr-zelle, Pv. Plasmaverbindung.

Nährkammer abgetrennt. Das Ei hat die langgestreckte Gestalt bekommen, die es später bei der Ablage hat. Wir können somit jetzt einen basalen und einen apikalen Pol unterscheiden.

Die Epithelzellen haben um das Ei die *Chorionhülle* ausgeschieden; sie zeigen eine, durch das Eiwachstum verursachte, starke Abplattung.

Während auf einem Stadium, wie Abb 17 b es darstellt, es bisweilen schwer fällt, die akzessorischen Kerne von den Vakuolen des Plasmas zu trennen, so bemerkt man sie zu diesem Zeitpunkt immer als große charakteristische Bildungen, die man jetzt leicht mit einem Kern vergleichen kann. Der Eikern zeigt keine besonderen Veränderungen. Die Strukturen in seinem Innern sind nur schwach gefärbt. Einen Überblick

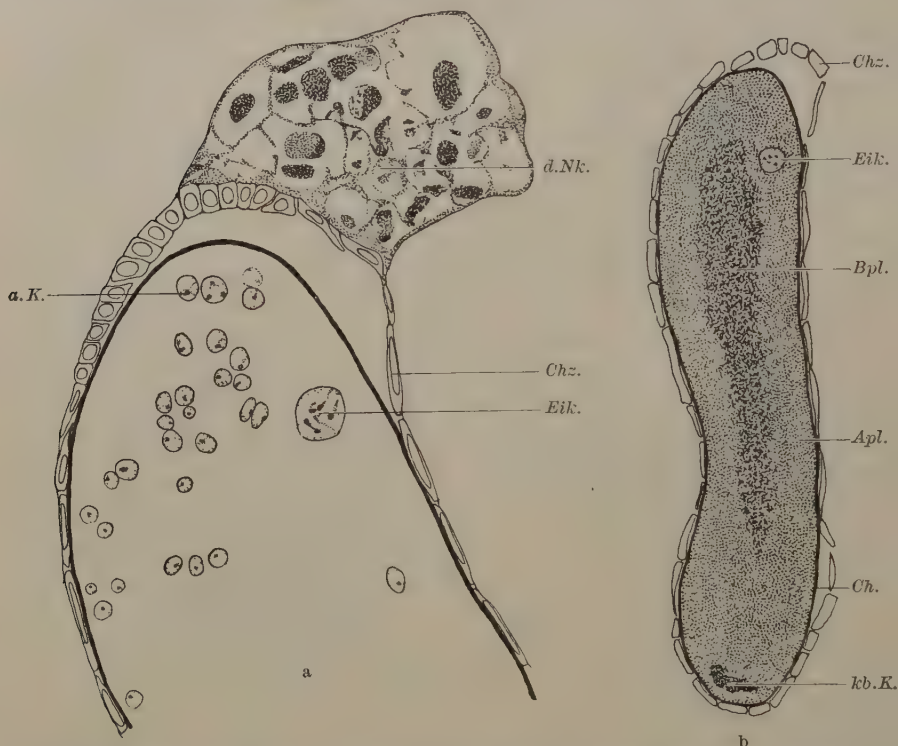


Abb. 18. Ausgewachsene Oozyte. a Apikaler Pol eines ausgewachsenen Eies mit degenerierter Nährkammer; die Chorionzellen sind abgeplattet; sie haben das Chorion ausgeschieden; im Eiplasma „akzessorische Kerne“. Vergr. 600:1. b Das ganze Ei aus mehreren Schnitten zusammengesetzt. Eiplasma in Außen- und Binnenplasma geschieden. Am basalen Pol der keimbahnbegleitende Körper. Vergr. 220:1. — a.K. akzessorischer Kern, Apl. Außenplasma, Bpl. Binnenplasma, Ch. Chorion, Chz. Chorionzelle, d.Nk. degenerierte Nährkammer, Eik. Eikern, kb.K. keimbahnbegleitender Körper.

über das ganze Ei, dessen apikaler Abschnitt in Abb. 18 a dargestellt war, gibt Abb. 18 b. Im Eiplasma ist ein helleres vakuolisirtes Außenplasma von einem dunkleren dichteren Binnenplasma zu unterscheiden. Nur das Außenplasma enthält akzessorische Kerne, so daß man annehmen muß, daß die Vorgänge, die die verschiedene Beschaffenheit des Plasmas bedingen, in irgendeinem Zusammenhang mit den akzessorischen Kernen stehen. In einiger Entfernung vom basalen Pol endet dieses

Binnenplasma. Helles Außenplasma, wie es die Randschichten kennzeichnet, befindet sich hier auch in den zentralen Teilen des Eies. Dahinter, dicht am basalen Eipol, folgt nochmals dunkles Plasma, das aber im Vergleich zu dem Binnenplasma einen dunkleren und kompakteren Eindruck macht. Bisweilen sind es mehrere kleine Plasmabezirke.

Die noch folgenden Vorgänge bis zum ablagereifen Ei sind jetzt in Kürze beschrieben. Die basal auf die eben beschriebene Eikammer folgende zeigt keine Nährkammer mehr. Niemals konnte ich Nährkammerreste, vor allem die Kernreste derselben, im Ei entdecken. Für *Apis mellifica* (PAULKE 1900) und *Ageniapsis fuscicollis* (MARTIN 1914) ist es beschrieben, daß der größte Teil der Nährkammer noch ins Ei entleert wird. Die akzessorischen Kerne dringen vom Außenplasma bis ins Binnenplasma vor. Dieses verliert seine charakteristische dunkle Farbe, und mit dem Augenblick, wo in dem Eikern stark färbbare Strukturen wieder sichtbar werden, sieht man den *Dotter* als eine gleichförmige Masse in kleinen Vakuolen das Ei erfüllen. Große und helle Vakuolen, die ihn durchsetzen, entsprechen der Lage nach den Resten der akzessorischen Kerne, bei denen man im Inneren keine Granula mehr entdeckt.

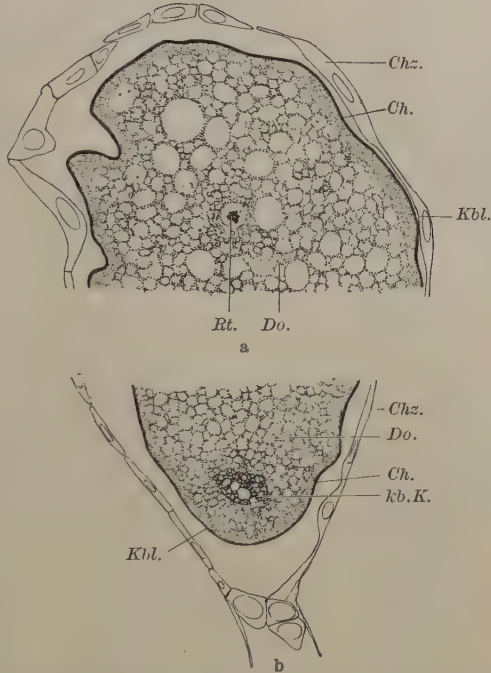


Abb. 19. Aus einem Längsschnitt durch ein Ei, das sich in Reifeteilung befindet. Vergr. 750:1. a Vorderer Pol; Äquatorialplatte der Teilungsspindel. b Hinterer Pol mit keimbahnbegleitendem Körper. — Ch. Chorion, Chz. Chorionzellen, Do. Dotter, kb.K. keimbahnbegleitender Körper, Kbl. Keimhautblastem, Rt. Kern in Reifeteilung.

Die Membran des Eikerns löst sich auf, während sich deutlich Chromosomen aus dem Kern herausdifferenzieren. Die Chromosomen ordnen sich in die Äquatorialplatte der *Spindel der I. Reifungsteilung* ein und bleiben in dieser Lage solange, bis das Ei abgelegt wird. Es ist im *Ovarschlauch* nie ein Ei zu finden, das die Reifeteilung beendet hätte. Zu dieser Zeit ist nichts mehr von den akzessorischen Kernen zu sehen. Abb. 19 a gibt eine solche Äquatorialplatte von oben gesehen. Der Kern liegt immer noch in seiner charakteristischen Lage am apikalen Pol. Der

Dotter hat jetzt die Struktur, die er schon beim abgelegten Ei zeigte. Große runde Dotterschollen sind von dünnen und feinen Plasmarändern begrenzt. Die äußere dünne Schicht stellt das Keimhautblastem dar,

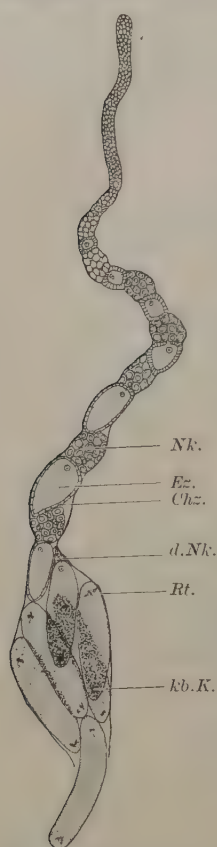


Abb. 20. Übersichtsbild über einen herauspräparierten Eischlauch. — *Chz.* Chorionzellen, *d.Nk.* degenerierte Nährkammer, *Ez.* Eizelle, *kb.K.* keimbahnbegleitender Körper, *Nk.* Nährkammer, *Rt.* Reifeteilung.

auf dem das Chorion liegt. Die Beschaffenheit des Chorions muß eine solche geworden sein, wie sie uns bei abgelegten Eiern durch die starken Schrumpfungen bekannt ist, die in diesem Stadium der Eizelle zuerst auftreten. Am hinteren Pol (Abb. 19 b) liegt ein tiefschwarzer Körper, der aus dem oben beschriebenen dunklen Plasma des basalen Poles hervorgegangen ist. Es ist der Körper am hinteren Pol des ablagereifen Eies, den wir im abgelegten Ei fanden, das den Ausgangspunkt unserer Untersuchung bildete und den wir als *keimbahnbegleitende Substanz* ansprachen (vgl. S. 147). In seinem Innern zeigt sich dieser von Vakuolen durchsetzt im Gegensatz zu den vorausgehenden Stadien, in denen er homogen erschien und sich längst nicht so dunkel färbte. Wie am Anfang zwei bis drei Plasmahaufen, so findet man bisweilen auch zwei bis drei Klumpen dieser Keimbahnsubstanz.

Vergleicht man den keimbahnbegleitenden Körper eines reifen Ovarialeies mit dem eines abgelegten Eies, so zeigt er sich in diesem aufgelockert und schwächer färbbar. Es scheint also unmittelbar nach der Ablage bereits die Auflösung des keimbahnbegleitenden Körpers zu beginnen, die, wie oben beschrieben, schließlich zum völligen Verschwinden desselben führt.

Über die Anordnung der Eier im Ovar und die Größenverhältnisse der verschiedenen Eistadien zueinander (mit Ausnahme der jüngsten) gibt Abb. 20, die nach einem Totalpräparat angefertigt ist, Aufschluß. Man sieht, wie nach der Anordnung der Eier in einer Reihe im apikalen Eischlauchabschnitt, entsprechend dem Wachstum der Oozyten, der Eischlauch kontinuierlich an Breite zunimmt und der basale Teil des Schlauches, weit gedehnt, in sich sieben Eier enthält, von denen fünf im Zustand der Reifeteilung sind. Die keimbahnbegleitende Substanz hebt sich im ungefärbten Totalpräparat in dem dunkleren Dotter als stark lichtbrechender Körper gut heraus. Die Richtungsspindeln sind an Hand von Schnittserien eingesetzt, die in manchen Fällen bis zu fünf Eier pro Eischlauch in Reifungsteilung zeigen.

VII. Die Anzahl der abgelegten Eier und der reifenden Eier auf verschiedenen Altersstufen der Imago.

In anderem Zusammenhang (S. 165) war schon betont, daß ein schlüpfreifes Weibchen noch nicht ablagereif sei, da es in seinem Ovar noch kein Ei in Reifeteilung enthielt. Mit der Schlüpfreife weist somit das Ovar noch nicht die im letzten Abschnitt beschriebenen Endstadien der Ei-entwicklung auf. Das erste Auftreten reifer Eier im Ovar und die Anzahl gleichzeitig in einem Ovar vorhandener Eier in Reifeteilung wurde durch Untersuchung der Ovarien von Imagines wachsenden Alters bestimmt.

Die Reifungsteilungen sind trotz der geringen Größe der Spindel leicht auffindbar, da sie sich gut färben. Die verschiedenen Eischläuchen angehörigen Eier sind im Schnitt meist gut voneinander zu trennen. War aber die Schnittrichtung so, daß die Trennung unsicher wurde, so zählte ich den ganzen zusammenhängenden Komplex aus. Dabei handelte es sich immer nur um zwei Eischläuche, da die auf den verschiedenen Seiten des Tieres liegenden Eischläuche immer gut voneinander zu unterscheiden sind.

In einzelnen Fällen versuchte ich durch Präparation der Eischläuche zur Zahl der reifen Eier zu gelangen. Ich hatte in den Schnittserien außer den reifen Eiern in dem Endabschnitt des Eischlauches immer nur noch eine Oozyte gefunden, die die Plasmamasse der Nährkammer nahezu resorbiert hatte und damit fast zur endgültigen Größe herangewachsen war. Die weiter apikalwärts liegenden Oozyten nehmen sehr rasch an Größe ab. Zählte ich also die ausgewachsenen Eier des Eischlauches ab und ziehe von der erhaltenen Zahl 1 ab, so muß ich die Anzahl der Eier in Reifeteilung bekommen. Die Zahlen, die ich so gewann, stimmen sehr gut mit den durch die Schnittserien gewonnenen überein, so daß man den ersteren wohl das gleiche Gewicht geben darf wie den letzteren.

Auf diese Weise gelangte ich zu der untenstehenden Tabelle. Die in Klammern beigefügten Zahlen geben die Anzahlen der untersuchten Tiere wieder. Spalte V enthält die Anzahl der pro Tag und pro Tier im Mittel abgelegten Eier. Die III. Spalte zeigt die Verteilung der Häufigkeit der Anzahl der Eier in Reifeteilung während der 4 ersten Lebenstage. Vom 3. Lebenstag an nimmt die Anzahl der gleichzeitig in Reifeteilung stehenden Eier im Ovar nicht mehr zu.

I. Alter des Tieres	II. Anzahl der Eier in Reifungs- teilung in einem Eischlauch:	III. Häufigkeit der Anzahlen der Eier in Reifeteilung in einem Eischlauch:						IV. Höchstanzahl der gleichzeitig in Reife- teilung stehenden Eier in einem Tier	V. Anzahl der von einem Tier im Mittel abgelegten Eier
		0	1	2	3	4	5		
Schlüpfreies Tier	0 (10)	10	—	—	—	—	—	—	—
Tag nach dem Schlüpfen	0—2 (7)	1	4	2				8	5 (113)
Tag „ „ „	1—3 (8)		2	5	1	—	—	12	20 (103)
„ „ „ „	2—5 (8)			1	3	1	3	20	24 (97)
„ „ „ „	3—4 (3)				2	1		16	22 (85)

Dasselbe gilt auch für die abgelegten Eier (Spalte V). Zu diesem Zeitpunkt ist offenbar der Zustand erreicht, der für die weitere Lebensdauer beibehalten wird, denn wie aus HASES Angaben hervorgeht, zeigt die Zahl der abgelegten Eier weiterhin keine Abhängigkeit vom Alter des Tieres, kleine Schwankungen abgerechnet.

Als *Höchstanzahl an Eiern in Reifeteilung*, die in einem Tier bestimmten Alters vorhanden sein können (Spalte IV der Tabelle), setze ich die maximale Anzahl der reifen Eier, die in einem Eischlauch gefunden wurde, mit 4 multipliziert. Vergleichen wir die so gewonnenen Zahlen mit den Anzahlen der abgelegten Eier (Spalte IV und V der Tabelle), so ergibt sich, daß, ausgenommen am ersten Tage, die *mittlere Anzahl der an einem Tag abgelegten Eier immer größer ist als die Höchstanzahl der an einem Tage gleichzeitig in Reifeteilung stehenden Eier*; d. h. es werden mindestens die zu einem bestimmten Zeitpunkt innerhalb des Tieres in Reifeteilung gefundenen reifen Eier bei normaler Eiablage in einem Zeitintervall von 24 Stunden abgelegt, im allgemeinen aber noch wesentlich mehr Eier, die erst im Verlauf des Tages aus dem Wachstumsstadium in das Reifungsstadium vorrücken.

E. SCHLOTTKE hatte in seiner Arbeit festgestellt: „Tiere, die einen Teil ihrer Entwicklung in einer niedrigen Temperatur durchmachen und dann in eine hohe Temperatur überführt werden, werden heller, als wenn sie ihre ganze Entwicklung in der hohen Temperatur durchgemacht hätten. Diese Kontrastwirkung ist nachzuweisen, wenn das Umsetzen in der Zeit vier Tage vor der Eiablage bis zur Vorpuppe erfolgt“. Es ist also möglich, durch Umsetzen der Mütter aus niedriger in hohe Temperatur in der nachfolgenden Generation diesen Effekt zu erreichen. Demnach müssen *Oozyten im mütterlichen Ovar durch Temperaturreize beeinflussbar* sein, derart, daß der Grad der Ausfärbung der Imagines dadurch mitbestimmt wird.

Da nach SCHLOTTKES Versuchen ein Temperaturreiz die Eier im Ovarium schon vier Tage vor der Ablage beeinflusst, läßt sich auf Grund meiner Untersuchungen jedenfalls sagen, daß *nicht nur reifende Eier, sondern auch frühere Entwicklungsstadien der Oozyten beeinflussbar* sind. Der Zeitpunkt der Reifeteilung kann also nicht als Beginn einer sensiblen Periode hinsichtlich der Temperaturreize angesprochen werden, anderenfalls die Nachwirkungen sich nur einen Tag lang nachweisen lassen dürften.

VIII. Der Einfluß des Hungerzustandes auf die Eiproduktion.

HASE hatte in seiner Arbeit schon der Vermutung Ausdruck gegeben, „daß die Weibchen einer Nahrung von bestimmtem Eiweiß- und Fettgehalt bedürfen, damit die Eiproduktion in Gang kommt und in Gang bleibt“. Da er keine Ovaruntersuchungen vorgenommen hat, konnte er nur von der Eiablage auf die Eiproduktion zurückschließen. Die Eiablage ist aber immer an Vorhandensein von

Raupen geknüpft und daher gleichzeitig mit der Nahrungsaufnahme verbunden, so daß er zu dem Schluß kam: „Es ist so gut wie unmöglich festzustellen, welchen Einfluß Hungerzeiten auf die Eiproduktion einerseits und auf die Ablage andererseits ausüben.“

Ich untersuchte zunächst Ovarien von Tieren, die nach dem Schlüpfen drei Tage lang ohne Futter gestanden hatten. Das Abdomen war nach dieser Hungerperiode vollkommen eingeschrumpft. Man kann daraus wohl schließen, daß die von der Puppenzeit mitgebrachten Nahrungsstoffe verbraucht seien. Ebenso deutlich sah man den Einfluß des Nahrungsentzuges einerseits an den Totalpräparaten der Ovarien, die einen verkümmerten Eindruck machten gegenüber den prall gefüllten Schläuchen funktionstüchtiger Ovarien, andererseits an den Schnittserien. Die ältesten Eier des Ovarschlauches zeigten in ihrem Plasma Erscheinungen, die man gut zu dem Nahrungsentzug in Beziehung setzen kann. Man hatte den Eindruck, als ob der in einer Eizelle gespeicherte Dotter zum Teil resorbiert wird. Ich untersuchte fünf Tiere dieses Stadiums, zwei an Hand von Schnittserien, drei mittels Totalpräparate. In allen Fällen konnte ich immer ein Ei in Reifeteilung im Ovar feststellen. Daraus folgt: *die Imago bekommt aus der Larvenentwicklung noch soviel Nahrungsstoffe mit, daß das älteste Ei eines Ovarschlauches noch in die Reifeteilung eintreten kann.*

Weiterhin untersuchte ich noch Tiere, die drei Tage mit Raupen gefüttert waren, d. h. also die Normalzahl an reifen Eiern schon enthielten und dann zwei Tage gehungert hatten. Es zeigten sich hier dieselben Erscheinungen wie oben in bezug auf das Abdomen, die Eischläuche und die Eier. Die Auszählungen wurden an sieben Tieren durchgeführt; bei vier von diesen Tieren an Hand von Schnittserien, bei dreien mittels Totalpräparate. Die Auszählungen ergaben im ersten Fall 3—4, im zweiten Fall 2—4 reife Eier pro Ovar. Diese Zahlen stimmen vollkommen mit denen überein, die für drei Tage alte Tiere gefunden wurden (S. 173). Es ergibt sich also, daß bei Tieren, die ein voll entwickeltes Ovar haben, *der Nahrungsentzug sogleich ein Aufhören der Eiproduktion bewirkt.*

Setzte man Tiere nach der obigen Vorbehandlung zwei Tage zu Raupen, so besaßen die Tiere bereits schon wieder runde und glatte Abdomina, die bei der Präparation prall gefüllte Eischläuche aufwiesen. Diese enthielten bis zu fünf reife Eier. *Eine Hungerperiode von drei Tagen ist also spätestens am dritten Tag hernach überwunden.*

Zusammenfassende tabellarische Übersicht im Vergleich mit typischem

Charakteristische Entwicklungsstadien des Tieres	
Embryonalentwicklung	Furchung Beginn der Blastodermbildung Fertig ausgebildetes Blastoderm Bildung des unteren Blattes Beginn der Enddarneinstülpung Ausgebildeter Mitteldarm Ende der Embryonalentwicklung
Postembryonalentwicklung	Junge Made Ausgewachsene Made Made während des Einspinnens Eingesponnene Made Vorpuppe Puppe mit rotbraun pigmentierten Augen Puppe mit schwarz pigmentierten Augen Puppe mit beginnender Pigmentierung von Kopf und Abdomen Puppe einen Tag vor dem Schlüpfen
Imago	Schlüpfreifes Tier Tier 1 Tag nach dem Schlüpfen Tier 2 Tage nach dem Schlüpfen Tier 3 Tage nach dem Schlüpfen

über die Entwicklung der Geschlechtsorgane
Entwicklungsstadien des Tieres.

Die entsprechenden Stadien der Geschlechtsorgane

Auflösung des keimbahnbegleitenden Körpers. Austritt der Urkeimzellen aus dem Ei am hinteren Pol. Ihre Zahl ist: 23—26. Die Urkeimzellen außerhalb des Blastoderms. Die ersten Stadien der Einwanderung der Urkeimzellen durch das Blastoderm. Durchwanderung der Urkeimzellen nahezu vollendet. Urkeimzellen in einem geschlossenen Haufen zwischen Mesoderm und Dotter. Zwei gesonderte Gonadenanlagen. Differenzierung langgestreckter Hüllzellen der Gonadenanlagen aus den Randzellen. Die Hüllzellen umfassen als geschlossenes Epithel die Gonadenanlagen.	
Vergrößerung der Gonadenanlagen Beginn der Geschlechtsdifferenzierung	
Männchen	Weibchen
Beginnende Zystenbildung Deutliche Rosetten in jeder Zyste. Mehrere Rosetten in einer Zyste. Beginnende Auflösung der Rosetten einiger Zysten. Unverändert. Reifeteilung der Spermatozyten und Umbildung derselben zu Spermien. Bis auf Spermienbündel alle Stadien der Spermienentwicklung. Unverändert.	Wachstum der Ovaranlage Jede Ovaranlage teilt sich in 2 Ovarschläuche. Beginnende Zelldegeneration im basalen Ovarabschnitt. Unverändert. Unverändert. Erstes Auftreten von Oozyten; stark degenerierende Zellen im basalen Ovarabschnitt. Auftreten der ersten Eikammer. Oozyten stark angewachsen.
Spermienbündel vorhanden.	
Spermien im Vas deferens. — — —	Alle Entwicklungsstadien von Eikammern bis zum Auftreten akzessorischer Kerne. Bis zu 2 Eier in Reifeteilung in einem Eischlauch. Bis zu 3 Eier in Reifeteilung in einem Eischlauch. Bis zu 5 Eier in Reifeteilung in einem Eischlauch.

Literatur.

- Buchner, P. (1918): Vergleichende Eistudien I. Arch. mikrosk. Anat. II. **91**. — Carrière, J. und Bürger, O. (1897): Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria*) im Ei. Nova acta Acad. Leop. Carol. **69**. — Gatenby, J. Br. (1918): The segregation of the germ cells in *Trichogramma evanescens*. Quart. J. microsc. Sci., N. s. **63**. — Hase, A. (1922): Die Biologie der Schlupfwespe *Habrobracon brevicornis* (Wesmael), Braconidae. Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstwirt. **11**, 2. — Hasper, M. (1911): Zur Entwicklung der Geschlechtsorgane von *Chironomus*. Zool. Jb. **31**. — Hegner, R. W. (1909): The origin and early history of the Germ-cells in some Chrysomelids Beetles. J. of Morph. **20**. — Hogben, W. (1920): Studies on synapsis. I. Oogenesis in the Hymenoptera. Proc. roy. Soc. Lond. Ser. B. **91**. — Huettner, A. F. (1923): The origin of the germ-cells in *Drosophila melanogaster*. J. of Morph. **37**. — Kühn, A. (1928): Die Pigmentierung von *Habrobracon juglandis* Ash., ihre Prädetermination und ihre Vererbung durch Gene und Plasmon. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. Jg. 1927. — Lécaillon, A. (1898): Recherches sur l'oeuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Thèse fac. Sci. Paris. — Marshall, W. S. (1907): Contribution toward the embryology and anatomy of *Polistes pallipes*. Z. Zool. **86**. — Martin, F. (1914): Zur Entwicklungsgeschichte des polyembryonalen Chalcidiers *Ageniapsis (Encyrtus) fuscicollis* Dalm. Ebenda **110**. — Meves, F. (1907): Die Spermatozytenteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. mikrosk. Anat. **70**. — Noack, W. (1901): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden. Z. Zool. **70**. — Pauleke, W. (1900): Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin (*Apis mellifica* ♀). Zool. Jb. **14**. — Sachtleben, H. (1918): Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane von *Chironomus* mit besonderer Berücksichtigung der die Keimbahn begleitenden Substanzen. Diss. München. — Schneider, K. (1915): Die Entwicklung des Eierstockes und Eies von *Deilephila euphorbiae*. Arch. Zellforsch. **14**. — Seidel, F. (1924): Die Geschlechtsorgane in der embryonalen Entwicklung von *Pyrrhocoris apterus* L. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **1**. — Schlottke, E. (1926): Über die Variabilität der schwarzen Pigmentierung und ihre Beeinflussbarkeit durch Temperaturen bei *Habrobracon juglandis* Ash. Z. vergl. Physiol. **3**. — Silvestri, F. (1909): Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Immenotteri Parassiti. II—IV. Boll. Lab. Zool. d. R. scuola agr. Portici **3**. — Whiting, P. W. and A. (1927): Gynandromorphs and other irregular types in *Habrobracon*. Biol. Bull. **52**. — Will, L. (1889): Entwicklungsgeschichte d. viviparen Aphiden. Zool. Jb. **3**. — Witlaezil, E. (1884): Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Z. Zool. **40**.

Literaturübersichten bei: Depdolla, Ph.: Die Keimzellbildung und die Befruchtung bei den Insekten. Handbuch d. Entomol. **1**. — Hirschler, Jan: Embryogenese der Insekten. Ebenda.

DER FAULSCHLAMM UND SEINE ZILIATEN LEITFORMEN.

Von

A. WETZEL,

Leipzig.

Mit 58 Textabbildungen.

(Eingegangen am 30. Juli 1928.)

Inhalt.

	Seite
I. Morphologisch-systematische Untersuchungen	181
1. Gattung <i>Lagynus</i> : <i>Lagynus elegans</i>	181
2. Gattung <i>Dactyloclamys</i> : <i>Dactyloclamys hystrix</i> n. sp.	188
3. Gattung <i>Chaenia</i> : <i>Chaenia binucleata</i> n. sp.	192
4. Gattung <i>Plagiopyla</i> : <i>Plagiopyla simplex</i> n. sp.	195
<i>Plagiopyla nasuta</i>	198
5. Gattung <i>Metopus</i>	201
Die sogenannten Hauptformen	204
Die übrigen Formen:	
Sichere Arten	217
Neubeobachtungen	221
Unsichere Arten	226
6. Gattung <i>Caenomorpha</i>	226
<i>Caenomorpha uniserialis</i>	228
<i>Caenomorpha Steini</i> (n. sp.)	231
<i>Caenomorpha medusala</i>	232
<i>Caenomorpha medusala</i> var. <i>dentata</i>	240
<i>Caenomorpha medusala</i> var. <i>duplex</i>	240
<i>Caenomorpha aculeata</i> n. sp.	240
<i>Caenomorpha parva</i> n. sp.	241
7. Gattungen <i>Epalxis</i> , <i>Pelodinium</i> , <i>Saprodinium</i>	244
<i>Epalxis Penardi</i> n. sp.	245
<i>Epalxis elliptica</i>	248
<i>Epalxis striata</i>	249
<i>Epalxis antiquorum</i>	250
<i>Saprodinium dentatum</i>	251
Verwandschaftliche Beziehungen	254
8. Gattung <i>Discomorpha</i>	254
<i>Discomorpha Lauterborni</i> n. sp.	255
<i>Discomorpha pectinata</i>	260
Verwandschaftliche Beziehungen	260
II. Ökologische Untersuchungen	262
1. Topographisch-hydrographische Beschaffenheit des Untersuchungsgebietes	262
2. Geologische Beschaffenheit des Untersuchungsgebietes	264
3. Liste der Fundorte	267

	Seite
4. Beschreibung der Fundorte	268
5. Allgemeiner Habitus der Faulschlammgewässer	271
6. Der Faulschlamm	274
7. Chemische Untersuchungen an zwei Faulschlammgewässern	276
Verteilung des O_2	279
Verteilung des H_2S	283
Absolute H_2S -Werte; Vergleichszahlen	285
Kreislauf des Schwefels	289
Wasserstoffionenkonzentration	293
8. Verbreitung der Sapropeziliaten:	
Verteilung im Untersuchungsgebiet	294
Verteilung in den einzelnen Gewässern	303
9. Frequenz der Sapropeziliaten im Jahreszyklus	309
10. Zonale Verteilung der Ziliaten:	
Oberflächenformen	314
Sapropelformen	316
11. Die natürlichen Faulschlammgewässer als Biotop	320
Literaturverzeichnis	327

Das Problem der Gebundenheit der Süßwasserbewohner an ihren speziellen Lebensraum harret in vielen Punkten noch der Aufklärung. Zu den auffälligsten Erscheinungen, die dem Limnologen entgegentreten, gehört das diskontinuierliche Vorkommen einer Form oder einer Formengruppe innerhalb eines größeren Verbreitungsgebietes, das massenhafte Auftreten in dem einen, das völlige Fehlen in dem anderen, oft eng benachbarten Gewässer. Gilt dies in besonders hohem Maße von zahlreichen Metazoen, so machen gleichwohl die Protozoen hiervon keine Ausnahme. Diese Tatsache ist weniger bekannt, als man annehmen sollte; man braucht hierbei nur an die Anweisung mancher Schulbücher zu denken, wie man sich dieses oder jenes Protozoon angeblich beschaffen kann. Über dem Kosmopolitismus der Protozoen wird eben leicht vergessen, daß diese Tiere deshalb keine Ubiquisten zu sein brauchen. Eine Ökologie der freilebenden Protozoen fehlt allerdings bis heute noch vollkommen. Dies ist um so verwunderlicher, als man die Existenzbedingungen einer großen Anzahl von Protozoen und Protophyten im künstlich geschaffenen Lebensraum, also in Kulturen, oft bis in Einzelheiten kennt, um so bedauerlicher, als das Verhalten der Protisten häufig die Grundlage für Erscheinungen bildet, die uns in der Metazoenwelt entgegentreten. So kommt z. B. WAGLER (1923) in seiner die physikalischen und chemischen Verhältnisse eingehend berücksichtigenden Arbeit zu dem Schlusse, daß das Auftreten der *Daphnia cucullata* aller Wahrscheinlichkeit nach durch das Nannoplankton geregelt wird, nicht durch die oft sehr in den Vordergrund gedrängten physikalischen und chemischen Milieufaktoren. Es schien somit eine lohnende Aufgabe, festzustellen, wie sich die Protozoen eines Biotops im Laufe der Jahreszeiten verhalten und von welchen Einflüssen ihr Auftreten abhängig ist. Die meiste Aussicht, dem gesteckten

Ziele nahezukommen, bestand natürlich dann, wenn ein nicht zu umfangreiches, aber wohlcharakterisiertes Wohngebiet und die in diesem vorkommenden Protozoen in ihren Wechselbeziehungen untersucht wurden. Ein derartiges Wohngebiet ist der in der Umgebung von Leipzig häufige Faulschlamm, der eine geschlossene Gesellschaft von Ziliaten beherbergt, die zudem noch durch bemerkenswerte Formenmannigfaltigkeit interessieren mußte.

Die Untersuchungen erstreckten sich über einen Zeitraum von 3 Jahren, während welcher die betreffenden Fundorte in möglichst regelmäßigem Turnus, gewöhnlich aller 14 Tage, besucht wurden; in dem vierten Jahre konnten die Besuche nicht mehr so häufig durchgeführt werden. Die Arbeiten berücksichtigten die verschiedensten Gewässertypen, auch faulschlammfreie, gleichmäßige; das im folgenden entwickelte Bild stellt also nur einen Ausschnitt aus einem beobachteten größeren Ganzen dar.

Es folgen zunächst die morphologisch-systematischen Ergebnisse.

I. Morphologisch-systematischer Teil.

1. *Lagynus elegans* (ENGELMANN 1862).

(Abb. 1.)¹

Unter dem Namen *Lacrymaria elegans* beschrieb ENGELMANN (1862) ein neues Infusor mit kontraktilem, längsgestreiftem, flaschenförmigem Körper, der vorn in einen vier- bis fünfmal seicht ringförmig eingeschnürten Hals ausläuft. Ein fischreusenartiger „Schiund“ führt die Nahrung in das Entoplasma. Die Vakuole liegt am Hinterende, der ovale Kern in der Körpermitte. Er fand diese Art „in dem sogenannten Diebesgraben bei Leipzig, einem schmutzigen, fließenden Gewässer“. Es mag erwähnt sein, daß es nicht möglich war, aus diesen Angaben den Fundort wiederzuerkennen; ob der von mir aufgesuchte Graben im „Diebesgrund“ bei Eythra (Nr. 19 der Liste auf S. 270) mit der Fundstelle ENGELMANNs identisch ist, erscheint fraglich. An dieser Stelle wurde *L. el.* jedenfalls nicht angetroffen.

QUENNERSTEDT (1867) kam zu der Überzeugung, daß die Form nicht zum Genus *Lacrymaria* gestellt werden kann, und schlug in seiner schwedisch geschriebenen Arbeit den Gattungsnamen *Lagynus* vor.

Die außerordentlich große Variabilität der Art war der Grund dafür, daß die nicht gerade seltenen Tiere von einer Reihe von Forschern wohl gesehen wurden, aber mit den vorhandenen Abbildungen nicht identifiziert werden konnten, was öfter Anlaß gab, sie als vermeintlich neue Spezies zu beschreiben.

Synonyme. *Lacrymaria elegans* ENGELMANN 1862, S. 378—379, Taf. XXVIII, 2, 3; DIESING 1866, S. 532; KAHL 1926, S. 222, Abb. K a. *Lacrymaria* (*Lagynus*) *laevis*, BÜTSCHLI 1889, S. 1683, Taf. LVII, 11. *Lagynus elegans*, QUENNERSTEDT

¹ Sämtliche Abbildungen wurden nach fixierten und gefärbten Tieren mit dem ABBÉschen Zeichenapparat entworfen. Komp.-Ok. 6, 8, 12, 18 = ZEISS Kompensationsokulare, K.-Ok. 4 = WINKEL Kompensationsokular 2, Okular 2 = ZEISS HUYGENS Okular Nr. 2. Apochr. 2 mm und DD = ZEISS apochr. Immersion 2 mm, Fluoritsystem DD. Imm. $\frac{1}{16}$ = SEIBERT Fluoritimmersion $\frac{1}{16}$. (Auf dieses vorzügliche Objektiv möchte ich ganz besonders aufmerksam machen.)

1867, S. 11; BLOCHMANN 1895, S. 58, Abb. 155; SCHEWIAKOFF 1896, S. 135, Taf. I, 14; ROUX 1901, S. 24, Taf. I, 10; SCHOUTEDEN 1906, S. 396, Taf. I, 6; PÉNARD 1922, S. 50, 51, Abb. 52. *Lagynus lasius*, STOKES 1888, S. 166—167, Taf. IV, 17; *L. ornatus*, STOKES 1893, S. 300, Taf. V, 7; *L. Penardi*, KAHL 1926, S. 224, Abb. K c. ? *L. putrina*, KAHL 1926, S. 222, Abb. J c, K b, d—g.

Auch in meinen Protokollen spielte die Art lange Zeit hindurch die Rolle eines unsicheren Kantonisten, so daß sie zunächst unter der indifferenten Bezeichnung



Abb. 1. *Lagynus elegans*. Apochr. 2 mm.
Komp.-Okul. 4. Vergr. = 1000 · $\frac{1}{3}$.

doppelten Gürtel von *Reusenstäbchen* gestützt. Diese feinen, im ungefärbten Präparat stark lichtbrechenden, fadenförmigen Gebilde reichen in dem äußeren Gürtel von dem oberen Rande der Mundgrube aus bis zum zweiten Halsring in die Tiefe, oft ein wenig konvergierend. Sie sind vorn in der dünnen Pellicula verankert und bewirken die feine Krenelierung des oberen Mundgrubenrandes. Diesem äußeren Stäbchengürtel läuft ein innerer, kürzerer parallel. Auch dieser umgreift den Schlund und stützt ihn. Die ein wenig feineren Stäbchen dieses Gürtels sind vorn zu einem feinen Ring verschmolzen, der wohl eine bessere Befestigung des ganzen Gebildes bewirkt. Dieser Ring ist in Abb. 1 nur in seiner vorderen Hälfte und außerdem, damit er die Mundöffnung nicht überdeckt, etwas übertrieben nach vorn gebogen dargestellt worden. Auf dem vorderen Rande der Mundgrube stehen keine Zilien. (ENGELMANN, ROUX, PÉNARD und KAHL zeichnen solche¹.)

¹ Diese Verhältnisse sind wegen der Feinheit der Zilien, und weil diese dem Mundkegel stets mehr oder weniger anliegen, außerordentlich schwer feststellbar.

„Flaschenform“ segelte. In der Tat ist die flaschenförmige Gestalt, insbesondere der „Flaschenhals“, bei der starken Variabilität der Tiere, die zwischen fast kugeligen und langzylindrischen Extremen eine lange Reihe von Übergangsformen schafft, ein überaus auffälliges, konstant anzutreffendes Merkmal. (Die von QUENNERSTEDT gewählte Bezeichnung *Lagynus* = Weinflasche.) Es bedurfte langer Zeit, bis in mir die Überzeugung reifte, daß den verschiedenen Formen eine einzige Art zugrunde liegt; zahlreiche Übergangsformen zwischen den einzelnen Typen zwangen zu diesem Schlusse.

Körpergestalt. In Abb. 1 ist eine charakteristische Form nach einem Glyzeringelatinepräparat abgebildet (Fixierung durch Osmiumtetroxyddämpfe). Dem langzylindrischen, nach vorn hin verdickten Körper sitzt ein sich verjüngender, queringelarter Halsteil und diesem ein knopfförmiger Fortsatz auf, dem *Mundkegel* von *Hydra* vergleichbar, der auf seiner quer abgestutzten Vorderfläche eine kreisrunde Öffnung trägt. Diese führt in eine kurze, trichterförmige Vertiefung, die *Mundgrube*, Präoralhöhle, die in ihrem innersten Winkel in die kleine *Mundöffnung* übergeht. Von dieser aus führt ein schmaler, bei vielen Exemplaren aber sehr deutlicher Schlund spaltförmig in die Tiefe. Dieser Mundapparat wird durch einen

Der *Mund* von *Lag. el.* ist der eines typischen Schlingers, der verhältnismäßig große Nahrungskörper zu packen und hinabzuwürgen vermag. Die massiven Seitenteile gewährleisten eine große Dehnbarkeit, sind wohl auch für das Hinabwürgen der Nahrung durch sphinkterartigen Druck von Bedeutung.

Der nach hinten zu auf den Mundkegel folgende Körperabschnitt zeigt drei bis fünf *ringförmige Einkerbungen* der Pellicula.

In der vordersten sitzen *Zilien*, die sich durch bedeutendere Länge auszeichnen und dem Mundkegel meist so anliegen, daß sie auf dessen vorderem Rande zu inserieren scheinen; dies wurde in Abb. 1, um Mißverständnisse zu vermeiden, nicht dargestellt; diese Zilien sind im Gegensatz zu den übrigen mehr nach vorn zu gerichtet. Bei der *Nahrungsaufnahme* bringen sie Nahrungskörper (Bakterien, Cyanophyzeen) durch ihre Bewegung in eine zentrale Lage vor der Mundgrube. Der Fraßakt erfolgt dann weiterhin so, daß das Tier mit aller Kraft gegen den im Detritus festliegenden Nahrungsorganismus andrängt und daß der ganze Mundkegel samt dem Reusenapparat sich weit ausbreitet, worauf der in die Mundgrube geglittene Nahrungskörper in der Regel mit einem kurzen Ruck hinabgewürgt wird.

Die *Zilienfurchen* überziehen in der Zahl von etwa 50 den Körper in meridionaler Richtung, also ohne Spiraldrehung. Sie lassen da, wo sie in die Querrfurchen des Halsabschnittes einlaufen, rundliche Höcker zwischen sich; in der Aufsicht erscheinen die Querrfurchen deshalb regelmäßig gekerbt. Vorn reichen die Zilienlängsreihen nur bis zum Grunde des Mundkegels. Die Körperzilien stehen zerstreut.

Das *Entoplasma* ist, wie schon ENGELMANN auffiel, in der Regel von kugeligen Einschlüssen so erfüllt, daß die Tiere, besonders bei schwacher Vergrößerung, völlig dunkel erscheinen. Es sind fettartige, durch Osmiumtetroxyd schwärzbare Speicherstoffe, also Stoffwechselprodukte, und nicht (wie ROUX 1901, S. 24, meint) fettartige Nahrungsstoffe. Außer diesen gröberen Einschlüssen, die alle von fast gleicher Größe sind, kann man noch kleinere feststellen, deren Natur nicht zu erkennen war. Die massenhaft vorhandenen Fettkugeln verhindern jeden Einblick in die feinere Struktur des Entoplasmas; sie verdecken auch den Mikronukleus, der wahrscheinlich die gleiche Korngröße besitzt. Der *Makronukleus* ist rund bis ellipsoid oder schwach nierenförmig und dicht mit feinkörniger Chromatinsubstanz angefüllt. ROUX bezeichnet den Makronukleus als ellipsoid oder nierenförmig, ENGELMANN als ellipsoid.

Die *pulsierende Vakuole* liegt am Hinterende. Die *Größe* des Tieres schwankt beträchtlich; sie betrug 70—160 μ .

Lagynus elegans ist etwas *kontraktil*. Die Zusammenziehung, die besonders in der Längsrichtung wirksam ist, erfolgt im Gegensatz zu dem verwandten Genus *Lacrymaria* mäßig schnell; Myoneme sind nicht vorhanden. Wenn nun die Kontraktionen auch wenig schnell erfolgen, so erfolgen sie doch sehr häufig, beim Wühlen im Detritus, aber auch während des Umherschwimmens, ohne ersichtlichen Grund, und die resultierende Verschiedenheit der äußeren Gestalt ist wohl die Hauptursache der angedeuteten Unsicherheit in der Systematik. Die große Veränderlichkeit der Tiere ist schon ENGELMANN bekannt gewesen. Die in der Regel in ein und derselben Probe nebeneinander anzutreffenden Umrißformen sind sehr verschieden; man findet fast kugelige, ei-, weinflaschenförmige und sogar gestreckt zylindrische Formen, die im übrigen keinerlei wesentliche Unterschiede im feineren Bau erkennen lassen, welche gegebenenfalls zur Aufstellung neuer Arten hätten zwingen können. Konstant ist vor allem der knopfartige Mundkegel ausgebildet; er verleiht dem Tiere in jedem Falle eine Ähnlichkeit mit einer Flasche.

Eine besondere Eigentümlichkeit liegt nun darin, daß der einmal angenom-

mene *Kontraktionszustand lange Zeit*, oft anscheinend dauernd, *beibehalten*, eine sekundäre Körpergestalt also mehr oder weniger lange fixiert wird. Tiere, die während der Dauer der Untersuchung eine irgendwie veränderte Form angenommen haben und die sich beim Anstoßen an Fremdkörper *weiterhin* kontrahieren oder beim Schlüpfen durch Detritus strecken, kehren nämlich nicht immer in die gestreckte Normalform, sondern häufig auch in die sekundär angenommene, verkürzte, zurück. Auf diese Weise kommt eine große Mannigfaltigkeit der äußeren Erscheinungsform zustande. Jedenfalls ist es fast unmöglich, zwei Exemplare zu finden, die sich völlig gleichen; und wenn auch STERKI (1878) einmal bemerkt, daß man kaum ein halbes Dutzend Infusorien untersuchen kann, ohne Abweichungen im Bau zu finden — ein Punkt, der bei der Beschreibung neuer Ziliaten ganz sicher oftmals zu wenig berücksichtigt worden ist —, so handelt es sich hier doch um einen besonders eindringlichen Fall.

In diesem Zusammenhange soll noch auf eine andere Merkwürdigkeit hingewiesen werden: In der Umgebung von Leipzig finden sich besonders häufig Typen, welche um die in Abb. 1 abgebildete Form variieren. Es sind das Tiere, bei denen die Hauptmasse des *Entoplasmas* samt seinen Einschlüssen mehr oder weniger weit *nach vorn hin verschoben* ist, so daß diese Bezirke nicht nur breiter, sondern auch dunkler erscheinen, während am hinteren Körperpol Stellen auffallen, die durch das Wegfließen des Entoplasmas aufgeheilt sind. Die Pellicula legt sich hier wie ein Sack in Falten, oft in drei, von denen eine, die in Abb. 1 oben liegende, mit Einschlüssen gefüllt sein kann. ENGELMANN, anscheinend der einzige frühere Beobachter, der die Art in größeren Mengen gesehen hat, ist dieses merkwürdige Verhalten ebenfalls aufgefallen. „So zieht das Tier z. B. das meist von blassen Fettkugeln ganz erfüllte Parenchym aus der hinteren Körperhälfte nach der Körpermitte hinauf, die nun kugelförmig anschwillt; dabei verkürzt sich der Hals oft beträchtlich und das hintere Drittel des Körpers, das vollkommen durchsichtig und platt geworden ist, bekommt Längsfalten. Mit so veränderter Gestalt schwimmt das Tier oft lange Zeit umher“ (S. 33). RÖUX (1901) erwähnt nichts derartiges, auch PÉNARD (1922) nicht; doch entspricht dessen Abb. 52, 1 ganz dem beschriebenen Kontraktionsstadium; er bezeichnet jedoch irrtümlicherweise den gesamten hellen Raum am Hinterende als kontraktile Vakuole, die in Wirklichkeit nur einen kleinen Teil dieses Raumes ausmacht. Ein ähnlicher Irrtum unterläuft KAHL (1926, S. 22).

Übersicht über die Körpermaße.

- Länge der ausgestreckten Formen 150—160 μ .
- Länge kontrahierter Formen 60—70 μ .
- Höhe des Mundkegels 12 μ .
- Größte Breite des Mundkegels 24 μ .
- Abgestutzte Vorderfläche des Mundkegels 13—14 μ .
- Tiefe der Mundgrube 4—5 μ .
- Äußere Reusenstäbchen 19—20 μ .
- Innere Reusenstäbchen 13—14 μ .
- Durchmesser des äußeren Stäbchenkranzes 12—13 μ .
- Durchmesser des inneren Stäbchenkranzes 9—10 μ .
- Makronukleus 19—20 μ .
- Zilien am Mundkegel 22—24 μ .
- Körperzilien 12—15 μ .

Bewegung. Die Bewegung erfolgt rotierend und mit mittlerer Geschwindigkeit, rastlos und in sehr gestreckten, beinahe geradlinig erscheinenden Kurven. Oft pendelt das Hinterende dabei hin und her, offenbar eine Folge der bei vielen Individuen auftretenden Pelliculafaltung dieses Körperteiles.

Systematische Stellung.

Wie so oft innerhalb der Klasse der Ziliaten, so herrscht auch hinsichtlich der Systematik des Genus *Lagynus* größte Verwirrung. Unsicherheiten bestehen sowohl in der Abgrenzung der Spezies als auch hinsichtlich der Stellung der Gattung *Lagynus* gegenüber den benachbarten Gattungen. Nur auf diesen Punkt soll hier eingegangen werden.

Die Gattung *Lagynus* QUENNERSTEDT gehört zu den holotrichen Infusorien, und zwar zu der Familie *Holophryidae* PERTY. Hier steht sie in naher Nachbarschaft der Genera *Prorodon* EHRBG., *Enchelys* HILL, *Enchelyodon* CLAP. und LACHM. und *Lacrymaria* EHRBG. Besonders gegen die letzte Gattung ist sie nicht leicht abzugrenzen.

Gemeinsame Merkmale der Genera Lagynus QUENN. und Lacrymaria EHRBG. Beide umfassen flaschenförmige, mit deutlich differenziertem, nur vorübergehend undeutlichem Halsteil versehene, mehr (*Lacrymaria*) oder weniger (*Lagynus*) kontraktile Formen, die hinter dem endständigen, auf dem Gipfel eines Mundkegels gelegenen Munde einen oder mehrere Kränze bzw. enggestellte Spiralfururen längerer Zilien tragen. Der Schlund besitzt einen Stäbchenapparat. In letzterem Punkte macht ROUX (1901, S. 24, 26) zu Unrecht einen Unterschied zwischen den Gattungen *Lacrymaria*, die nach ihm keine Stäbchen führt, und *Lagynus*, die deren — nach ROUX bisweilen — besitzt.

Unterschiede zwischen Lagynus und Lacrymaria. Der Halsabschnitt ist bei *Lagynus* stets kürzer als bei *Lacrymaria* und niemals so beweglich wie bei dieser Gattung; der lang ausgestreckte, bei geringster Beunruhigung heftig zurückschnellende, beständig die Umgebung abtastende Hals von *Lacrymaria* ist eines der auffallendsten Merkmale dieser Gattung. Der Halsteil von *Lagynus* ist zwar bis zu einem gewissen Grade auch einziehbar, doch geschieht das Zurückziehen nie blitzschnell, auch nicht durch spiralisches Aufdrehen wie bei *Lacrymaria*, sondern durch geradlinige, mäßig schnell erfolgende Verkürzung; nie führt er tastende Bewegungen aus. Die am Hals von *Lagynus* gelegenen Querrinnen, welche die Zilienfururen rechtwinklig schneiden, besitzt *Lacrymaria* nicht. Das Plasma von *Lagynus* ist metabolisch, es vermag durch Zusammenziehen und Ausdehnen die Körperrinnen bedeutend zu verändern; aber diese Gestaltsveränderungen erfolgen, ebenso wie das Einziehen des Halses, auch bei Beunruhigung nur mäßig schnell, nie blitzschnell wie bei *Lacrymaria*. Diese Verschiedenheit ist wohl stets darin begründet, daß *Lacrymaria* Myoneme besitzt, *Lagynus* dagegen nicht. Die Körperstreifung, erzeugt durch die Zilienfururen, verläuft bei *Lagynus* meridional, bei *Lacrymaria*, dagegen bereits bei gestrecktem Körper deutlich spiralig.

QUENNERSTEDT (1867, S. 11), hält außer der verschiedenartigen Zilienstreifung das Fehlen des Mundzapfens bei *Lagynus*, der Querringe am Halsteil von *Lacrymaria* für Unterscheidungsmerkmale.

Bei der Darstellung BÜTSCHLIS (1889) ist zu berücksichtigen, daß dieser das Genus *Lagynus* nicht aus eigener Anschauung kennt. Er nennt das Vorhandensein oder Fehlen des Mundkegels und die verschiedene Länge des Halsteiles als unterscheidende Merkmale.

BLOCHMANN (1895) schließt sich in diesen Punkten an, erwähnt aber außerdem die Verschiedenheit der Zilienstreifung.

SCHEWIAKOFF (1896)¹ erkennt die Mehrzahl dieser von seinen Vorgängern aufgeführten Merkmale an. Bedenklich erscheint die Aufstellung eines neuen Unterscheidungsmerkmals, nämlich der Zahl der oralen Wimperkränze, deren

¹ Die Übersetzung des russisch geschriebenen Textes besorgte Herr Prof. TER-POGHOSSIAN, dem hierfür auch an dieser Stelle herzlichst gedankt sei.

Lacrymaria zwei oder mehr, *Lagynus* nur einen besitzen soll, worin ihm von allen späteren Autoren nur KAHL gefolgt ist. Über die Stellung der Zilien auf dem Mundkegel von *Lacrymaria* sagt er: Mundkegel mit langen Zilien, spiralig angeordnet, aber nur bei einigen Formen auf dem ganzen Mundkegel; Mundkegel von *L. coronata* z. B. zilienfrei..

SCHEWIAKOFFS Übersetzer SCHOUTEDEN (1906) hat dessen Ansicht nicht in allen Punkten korrekt wiedergegeben; von den drei gegensätzlichen Merkmalen, die er anführt, decken sich nur zwei mit SCHEWIAKOFFS Angaben. In bezug auf die Umrißformen schafft er im Widerspruch zu SCHEWIAKOFF (und den Tatsachen) einen Gegensatz zwischen den beiden Gattungen (*Lacrymaria* lang-zylindrisch, *Lagynus* birnförmig), während er sich den von SCH. richtig dargestellten Gegensatz in der Zilienstreifung entgehen läßt.

ROUX (1901) hat die Gegensätze nicht klar formuliert; aus seiner Beschreibung ergeben sich nur drei Differentialmerkmale von untergeordneter Bedeutung. (Zahl der Vakuolen, Länge der Körperzilien, Bewegung.)

PÉNARD (1922) sagt nichts Allgemeines über die beiden Gattungen; er beschreibt nur die von ihm beobachteten Spezies. Trotzdem nimmt er in dieser historischen Übersicht eine wichtige Stellung ein, weil er sich in vielen Einzelheiten als guter Beobachter erweist. PÉNARDS Beschreibung von *Lagynus elegans* ist in allen wesentlichen Punkten zutreffend. (Von vorstehender Beschreibung abweichend: Stellung eines Zilienkranzes auf dem Vorderrand des Mundkegels.) Besonders wichtig ist die Feststellung eines Mundkegels: „L'anneau antérieur prend la forme d'une coupe renversée“ (S. 50)¹.

KAHL (1926) schlägt, um die Schwierigkeiten zu umgehen, vor, „es bei der von BÜTSCHLI, SCHEWIAKOFF-SCHOUTEDEN gehandhabten Weise zu belassen und alle gekopften Arten als *Lacrymaria* zu bezeichnen“ (S. 226). Es darf wohl bemerkt werden, daß, wie KAHL selbst zwei Abschnitte weiter zugibt, die Schwierigkeiten damit keineswegs behoben wären, weil eben auch *Lacrymaria* beschrieben worden sind, die nicht „geköpft“, d. h. im Besitze eines Mundkegels sind. Selbst die von KAHL gezeichnete *Lacrymaria elegans* (Abb. K a) besitzt keinen Mundkegel. Dieser Zwiespalt mag darin begründet sein, daß KAHL unter Mundkegel oder Kopf etwas anderes versteht als ich, weil bis jetzt keine Definition des Begriffes Mundkegel vorliegt. Ich verstehe unter *Mundkegel* einen vom übrigen Körper, vor allem auch von etwa vorhandenen Halsringen nach Gestalt und Größe deutlich unterschiedenen Aufsatz hyalinen Plasmas, auf dessen Vorderfläche der Mund liegt. Der Mundkegel stellt eine Verstärkung der Mundränder dar und ist homolog dem Mundwulst verwandter Tiere wie *Prorodon* und *Holophrya* u. a., den Mundhöckern der ebenfalls nahestehenden *Trachelocerca*. Zu beachten ist, daß der Reusen-(Stäbchen-)apparat, wie auch von anderen Ziliaten (z. B. *Nassula*) bekannt ist, mehr oder weniger weit vorgestoßen werden kann; so entstehende, oft nicht unbedeutende, aber stets nur vorübergehend auftretende Erhebungen sind keine Mundkegel im oben gebrauchten Sinne.

¹ Wenn KAHL (1926, S. 224, 226) die von PÉNARD vorgenommene Identifizierung mit ENGELMANN'S *Lacrymaria elegans* für falsch erklärt, so hat er dabei wohl in erster Linie ENGELMANN'S *Figur* im Auge. Diese ist jedoch nicht so einwandfrei, wie KAHL anzunehmen scheint. Glücklicherweise wird sie durch ENGELMANN'S *Beschreibung* in wertvoller Weise ergänzt. Zwischen der von PÉNARD und mir beobachteten Form und ENGELMANN'S Beschreibung bestehen aber ins einzelne gehende Übereinstimmungen. Es sei hier nur an das Abfließen des Entoplasmas aus dem hinteren Körperteil, das hiermit verknüpfte Anschwellen des vorderen, das Hellerwerden des hinteren erinnert.

Übersicht über die von den früheren Autoren angegebenen Diagnosen.

	Lacrymaria							Lagynus								
	Qu	Bü	Bl	Schew	Schou	R	P	K	Qu	Bü	Bl	Schew	Schou	R	P	K
Flaschenförmig . -\																
Langzylindrisch . 0\	-	-	-	0	0			0	-	-	-			-	0	0
Mit Hals -\																
Ohne „ 0\	-	-	-						-	-	-	-		-	-	0
Hinten gerundet -\																
„ spitz . . 0\	0							0	-			-		-	-	
Kontraktil . . . -\	-	-							-	-	-					
Nicht kontraktil. 0\	-	-							-	-	-					
Querringe vorh. -\																
„ fehlen 0\	0								-		-			-	-	0
Mit Mundkegel . -\	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	-	-	0
Ohne „ . 0\	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	-	-	0
Mit Stäbchenapp. -\	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ohne „ 0\	-	-	-	-	-				-	-	-	-	-	-	-	-
2 oder mehr orale																
Zilienkränze . -\				-	-			-				0	0			
1 oraler Zilien-																
kranz. 0\																
Streifung spiralig -\	-	-	-	-					0		0	0		0	0	
„ meridian. 0\	-	-	-	-					0		0	0		0	0	
Körperzil. lang . -\						0										
„ kurz . 0\																
Hals lang. . . . -\																
„ kurz. . . . 0\	-	-							0	0						

Qu = QUENNERSTEDT, Bü = BÜTSCHLI, Bl = BLOCHMANN, Schew = SCHEWIAKOFF,
Schou = SCHOUTEDEN, R = ROUX, P = PÉNARD, K = KAHL.

Diese Tabelle zeigt, daß das einzige einigermaßen einheitlich beurteilte Merkmal die Zilienstreifung ist. (*Lacrymaria spiralis*, *Lagynus meridionalis*; KAHL und ROUX drücken sich nicht wörtlich aus, zeichnen aber zum Teil auch meridionale Streifung bei *Lacrymaria*.) Ähnlich steht es mit der Querringelung des Halsteiles (KAHL dreht die Verhältnisse nahezu um; nach ihm hat *Lagynus* keine, *Lacrymaria* zum Teil Querringe). Einen Mundkegel stellen bei *Lacrymaria* acht Autoren fest; nach sechs Autoren soll *Lagynus* keinen besitzen.

Vorstehendes scheint nahe zu legen, die Gattungen *Lacrymaria* und *Lagynus* mangels tiefgreifender Unterschiede wieder zu vereinigen. Es bestehen jedoch (S. 185) auch gewisse Unterschiede, so daß die Wiedervereinigung nicht zwingend notwendig erscheint. Es schien aber wichtig, in jeder der beiden Gattungen, mehr als das bisher geschehen ist, wieder den zentralen Typ, für den das Genus einst geschaffen wurde, in den Mittelpunkt der Gattungsdiagnose zu stellen. Das sind *Lacrymaria olor* O. F. M. und *Lagynus elegans* ENG. Das Bild der ersteren ist aber beispielsweise aus der von KAHL gegebenen Gattungsdiagnose überhaupt nicht mehr zu erkennen. Um nur auf eines hinzuweisen, so durfte die unter Ziliaten beispiellose Fähigkeit der Verlängerung des Halsteiles um das 15fache (!)

der Rumpflänge, das „nervöse“ Herumfahren mit diesem fadendünnen Vorder-
teil und das blitzartige Zurückschnellen bei Störung auf keinen Fall in der Dia-
gnose unterdrückt werden.

Genus Lacrymaria EHRLG. 1830.

Tiere von gestreckter, flaschenförmiger Gestalt, mit dickerem Rumpf- und
dünnerem Halsteil; dieser schlank bis sehr schlank, nur bei *L. coronata* plump,
Aussehen dann thermoflaschenähnlich; Hals in jedem Falle sehr veränderlich, biegsam
und ausstreckbar und oft in tastender Bewegung¹; Zilienstreifung spiralig;
Mund polar, auf der Spitze eines zapfenförmigen, gegen den Halsteil durch eine
scharf einschnürende Ringfurche abgesetzten Mundkegels; hinter dieser nur bei
coronata noch mit einer zweiten, seichterem Ringfurche; zwischen beiden ver-
laufen die Zilienreihen schräger als hinten; Zilien fein, gleichmäßig, nur am
Vorderende länger, einen oralen Schopf bildend (Kranz oder Kränze²); Schlund
mit Stäbchenapparat; *Ma* ellipsoid, mit der Neigung, sich in mehrere Stücke zu
zerteilen; der ganze Körper, besonders aber der Halsteil, hochkontraktil; oligo-
bis β -mesosaprob.

Genus Lagynus QUENN. 1867.

Gestalt wie bei voriger Gattung, doch plumper, Hals weniger entwickelt;
Halsteil quergeringelt, veränderlich, biegsam, aber nicht zurückschnellend und
nicht in tastender Bewegung; Zilienstreifung meridional, die Halsringe recht-
winklig schneidend; Mund polar, auf der Spitze eines zapfenförmigen, gegen den
Halsteil durch eine scharf einschnürende Furche abgesetzten Mundkegels; Zilien
fein, gleichmäßig, am Vorderende länger, eine orale Gruppe bildend; Schlund
mit Stäbchenapparat; *Ma* ellipsoid oder kugelig; Körper metabolisch, nicht hoch-
kontraktil; poly- bis α -mesosaprob.

Lacrymaria	Lagynus
Flaschenförmig, mit Halsteil	
Mund endständig, polar	
Mit Mundkegel	
Längere Zilien am Munde	
Mit Stäbchenapparat	
Hals beweglich, lang	Hals kurz, wenig beweglich
„ tastend	„ nicht tastend
„ spiralig aufdrehbar	„ geradlinig verkürzbar
„ ohne die Zilienreihen rechtwink- lig schneidende Querfurchen	„ mit Querfurchen, Zilienreihen recht- winklig schneidend
Hochkontraktil	Metabolisch
Spiralige Streifung	Meridionale Streifung

2. *Dactylochlamys hystrix* nov. spec.

(Abb. 2.)

Im Jahre 1901 beschrieb LAUTERBORN unter dem Namen *Dactylochlamys*
pisciformis einen fisch- oder spindelförmigen Ziliaten, dessen Körper hinten in
einen schwanzartigen Anhang ausgezogen, vorn quer abgestutzt ist. Das Haupt-

¹ Auch *L. coronata*; siehe FAURÉ-FRÉMIET (1924).

² Auf dem Mundkegel oder an dessen Basis?

charakteristikum der neuen Gattung sind schräg von vorn nach hinten verlaufende, spiralige Rippen, die am Rande mit finger-, bzw. stummelförmigen Fortsätzen besetzt sind, zwischen denen die Zilien inserieren.

Im Verlaufe meiner Untersuchungen fand ich in Faulschlammtümpeln zweimal, einmal in ziemlicher Menge, das andere Mal seltener, ein Tier, das sich als Vertreter der Gattung *Dactyloclamys* erwies, das jedoch in dem wichtigsten Merkmal, nämlich in der Ausbildung der Plasmafortsätze, so beträchtlich von der Spezies *pisciformis* abweicht, daß ich mich entschließen mußte, eine neue Art aufzustellen, für die ich wegen des allgemeinen Habitus den Namen *D. hystrix* vorschlage.

Die Gestalt des Tieres (Abb. 2) ist die eines ziemlich regelmäßigen Ellipsoides, dem vorn ein kurzer, quer abgestutzter Kegel aufgesetzt ist, während das Hinterende in einen dünnen, schwanzartigen Fortsatz ausläuft. Über die Oberfläche verlaufen, etwas schräg von vorn nach hinten ziehend, 8—10 Reihen zitzenförmiger Erhebungen der Pellicula, die in lange, steife Plasmastacheln (*plst*) ausgezogen sind; sie verleihen dem Tiere das „stachelschweinartige“ Aussehen, das im Speziesnamen angedeutet wird. Zwischen den zitzenartigen Vorwölbungen sitzen die langen, dünnen Zilien.

Die 20—25 μ langen Plasmastacheln (*plst*), von denen auf jeder Schrägreihe etwa ein Dutzend stehen, sind vorn weniger, nach dem Schwanzanhang hin stärker nach rückwärts geneigt. Sie erstrecken sich auch auf den Schwanzanhang, der durch einen solchen Plasmastachel abgeschlossen wird. Die Stacheln werden von der sehr dünnen, aber festen Pellicula überzogen und bestehen aus gewöhnlichem Körperplasma; außer kleinen Granulis lassen sie in ihrem Inneren keine

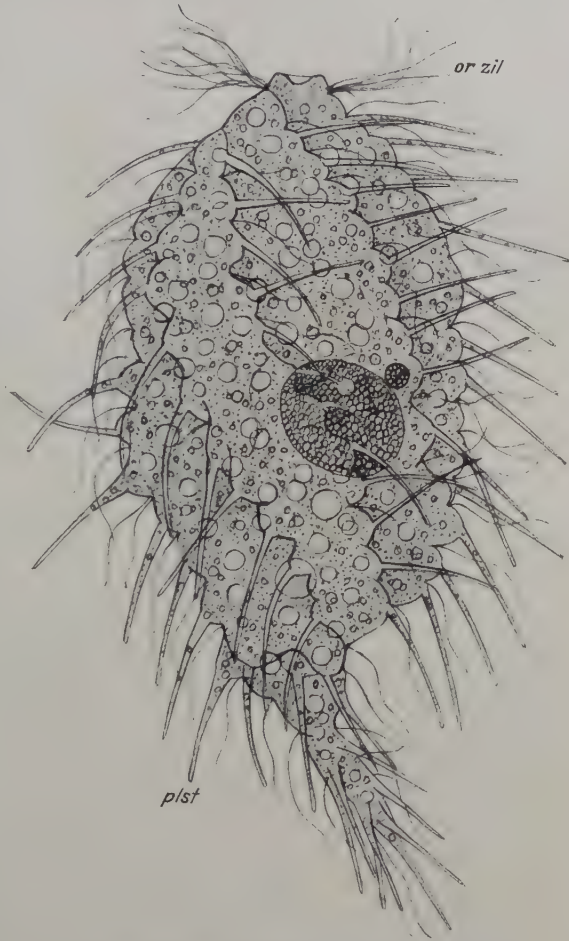


Abb. 2. *Dactyloclamys hystrix*. orzil = Mundzilien, plst = Plasmastacheln. Apochr. 2 mm, K.-Ok. 6, Vergr. = 1060 $\cdot$ $\frac{4}{5}$.

weitere Struktur erkennen, vor allem keine Achsenfäden, wie solche LAUTERBORN in den Plasmastacheln von *D. pisciformis* gesehen hat.

Die Zahl der Zilien entspricht, da sie stets zwischen den zitzenförmigen Erhebungen stehen, der Zahl der Stacheln. Bei durchschnittlich 12 Stacheln auf jeder der 8—10 Schrägreihen ergäbe sich also eine Gesamtzahl von 96—120 Plasmastacheln und ebenso vielen Körperzilien, wenn man von dem dichten Zilienkranz hinter dem Mundkegel (*or zil*) zunächst absieht. Die Zahl dieser beträgt schätzungsweise 30—50, so daß die Gesamtzahl der Zilien zwischen 126 und 170 schwanken dürfte. Diese Zahl ist ohne Zweifel sehr niedrig, besonders wenn man sich zum Vergleiche vergegenwärtigt, daß für *Paramaecium aurelia* bis zu 14000, für *Glaucoma scintillans* 1080, für *Colpidium colpoda* 2350, für *Holophrya discolor* 1376, für *Prorodon ovum* 11606 Zilien berechnet wurden (WETZEL 1925, S. 248). Für *Coleps hirtus* werden 200 Zilien angegeben; diese Form zeigt auch sonst einige Beziehungen zu *Dactylochlamys* (vgl. S. 191). Nun sind die Bewegungen von *D. hystrix* trotz der niedrigen Zilienzahl keineswegs langsam und unbeholfen; das Tier schwimmt vielmehr ununterbrochen und ziemlich rasch. Die bedeutende relative Länge der Zilien (12—20 $\mu = \frac{1}{3} - \frac{1}{2}$ der Körperbreite, die hinteren sind länger als die vorderen) scheint die geringe Anzahl zu kompensieren.

Es mag hier kurz die Frage erörtert werden, welche *physiologische Bedeutung* den Stacheln zukommt. Weit ins Milieu hinausragende, starre Körperteile in der erwähnten großen Zahl bedeuten erhöhten Reibungswiderstand. Die Erhöhung des Reibungswiderstandes macht sich nach zwei Richtungen hin geltend. Einmal bewirkt sie eine Herabsetzung der Bewegungsgeschwindigkeit, eine ungünstige Folge. Andererseits aber wird durch den erhöhten Reibungswiderstand auch die Geschwindigkeit des Absinkens verlangsamt, eine günstige Folge, da Energien gespart und für andere Arbeitsleistungen verwendbar werden; die Stacheln sind also Schwebeeinrichtungen, solange das Tier im freien Wasser oder an der Schlammoberfläche schwimmt. Gerät es in den Schlamm, so müssen die Stacheln dem Tiere hinderlich, wenn nicht sogar schädlich und verderblich sein, da sie es leicht zwischen Detritusteilchen festhalten und bewegungsunfähig machen können. In der Petrischale, wo die untersuchten Ziliaten (in der 3 bis 5 mm hohen Wasserschicht) unter einigermaßen natürlichen Bedingungen stehen, sieht man denn auch, wie *Dact. hystrix* die Detritusansammlungen vermeidet und die freien Wasserschichten dicht darüber aufsucht, in denen das Tier unentwegt seine weiten Kurven zieht, ganz im Gegensatz zu den übrigen Sapropezilziliaten, die sich gern in den Schlamm einwühlen. Wenn somit die Plasmastacheln von *Dactylochlamys hystrix*, bis zu einem gewissen Grade wenigstens, als Schwebevorrichtungen nach Art der Schwebstachelbildung zahlreicher Planktonorganismen bezeichnet worden sind, so soll nicht verschwiegen werden, daß es ganz allgemein bei Ziliaten außerordentlich schwierig ist, lediglich auf Grund der Betrachtung des mikroskopischen Präparates eine klare Vorstellung von der Bedeutung derartiger Bildungen zu gewinnen, um so mehr, als man außerstande ist, die völlig unbekannten historischen Faktoren in Betracht zu ziehen.

Das Vorderende trägt einen kurzen *Mundkegel*, in dessen Mitte, am Grunde einer kleinen Vertiefung, der *Mund* liegt. Stäbchenartige Gebilde habe ich nicht nachweisen können. *Dact. hystrix* nährt sich von Bakterien (*Chromatium*- und *Lamprocystis*-Arten, Sumpfschrauben), die es in derselben Weise verschlingt, wie dies oben von *Lagynus elegans* beschrieben worden ist.

Das *Entoplasma* ist von unzähligen blassen Körnchen erfüllt, die dem Tiere eine charakteristische, ins Graue spielende Färbung verleihen.

Der *Makronukleus* ($10 \times 13 \mu$) liegt in der Mitte des Tieres und besitzt ein engmaschiges Gerüst. Der *Mikronukleus* (3μ) liegt dicht daneben.

Pulsierende *Vakuolen* sind in wechselnder Anzahl (3—5) im Körper verstreut. (In Abb. B ist eine Vakuole am Hinterende zu sehen.)

Übersicht über die wichtigsten Körpermaße.

Gesamtlänge 80μ .

Länge des Schwanzanhanges 20μ .

Größte Breite 35μ .

Makronukleus $10 \times 13 \mu$.

Mikronukleus 3μ .

Länge der Stacheln 20 — 25μ .

Länge der Zilien 12 — 20μ .

Breite des Mundkegels 6 — 8μ .

Systematische Stellung. Gewisse morphologische, vielleicht auch verwandtschaftliche Beziehungen zeigt die Gattung *Dactyloclamys* zu der Gattung *Coleps* NITZSCH. Gleich dieser besitzt es feste, sehr formbeständige Ektoplasmaidifferenzierungen — die Plasmastacheln von *Dactyloclamys hystrix* erhalten sich beim Zedrücken des Tieres am längsten —, zerstreute Körperzilien, die bei *Coleps* in den Lücken des sogenannten „Panzer“, bei *Dactyloclamys* zwischen den stachelartigen Vorwölbungen stehen; beide besitzen in der Gegend des Mundes einen Kranz längerer Zilien. Mit der (unsicheren) Gattung *Tiarina* BERGH 1879 hat *Dactyloclamys* den Besitz von zähnechenträgenden Längsleisten gemeinsam. Allerdings sind diese wenigen Beziehungen recht äußerlich und, was die Bedeutung der in Frage stehenden Ektoplasmaidifferenzierungen anbelangt, auch keineswegs eindeutig; doch läßt sich, wie auch LAUTERBORN (1908) bemerkt, kaum ein besserer Platz für das Genus *Dactyloclamys* finden als in oder in der Nähe der Familie Colepidae. PÉNARD (1922, S. 171) geht weiter, indem er vorschlägt, für das Genus *Dactyloclamys* eine eigene Familie zu gründen, die nach seiner Meinung weniger den Colepiden, als vielmehr den Ctenostomiden (= Discomorphiden) nahestehen würde.

Gattungsdiagnose. Körpergestalt fisch- oder torpedoförmig; am hinteren Ende schwanzartig ausgezogen; vorn mit kurzem, quer abgestutztem Mundkegel; Mund terminal, rund; von links vorn nach rechts hinten (vom Beschauer aus) verlaufen Reihen zitzen- oder fingerförmiger Plasmafortsätze, zwischen denen die langen Zilien stehen; hinter dem Munde ein Kranz längerer Zilien; Makronukleus ellipsoid; Mikronukleus kugelig; Etoplasma mit zahlreichen Einschlüssen.

Spezies der Gattung Dactyloclamys LAUT. Die Gattung umfaßt folgende Arten:

1. *Dactyloclamys pisciformis* LAUTERBORN 1901, S. 53, 1908, S. 656, Taf. XLII, Abb. 25, XLIII, 26; SCHOUTEDEN 1906, S. 410; BREHM 1920, S. 124; PÉNARD 1922, S. 171, Abb. 170. 2. *Dactyloclamys hystrix mihi*.

Dactyloclamys pisciformis (Abb. 3, nach LAUTERBORN) besitzt einen schlanken, spindelförmigen Körper; der Schwanzanhang ist nicht deutlich von dem



Abb. 3. *Dactyloclamys pisciformis*. Nach LAUTERBORN.

übrigen Körper abgesetzt. *D. hystrix* ist plumper, der Schwanzanhang sitzt dem ellipsoiden Rumpfteil des Körpers ziemlich unvermittelt auf. Die Ektoplasmafortsätze sind bei *D. pisciformis* breit fingerförmig und werden in ihrem Innern durch festere, achsenfadenartige Gebilde gestützt¹; bei *D. hystrix* sind sie dünn, stachelartig und besitzen keine „Achsenfäden“. Sie sitzen bei der ersten Spezies dem Körper direkt auf, während sie bei *D. hystrix* auf zitzenartigen Vorwölbungen stehen. Der Mundkegel ist bei *D. pisciformis* plump und viel breiter als bei *D. hystrix*. Der Kranz dichter Zilien am Vorderende sitzt nach LAUTERBORN und PÉNARD bei der ersten Art auf dem vordersten Rande des Mundkegels (?), bei *D. hystrix* ist er an dessen Grunde eingefügt. Den Mund hat LAUTERBORN bei seiner Art nicht gesehen, nach PÉNARD gleicht er dem von *D. hystrix*.

In den übrigen Merkmalen, auch in der Größe (80—100 μ), stimmen beide Spezies überein. Ihr gegenseitiges Verhältnis stellt folgende Tabelle dar:

	Dactyloclamys pisciformis	Dactyloclamys hystrix
1. Spiralbänder . . .	links vorn $\rightarrow$ rechts hinten	
2. Zilien	lang, dünn	
3. Entoplasma	zahlreiche Einschlüsse	
4. Kerne	1 Ma, ellipsoid; 1 Mi, rund, anliegend	
5. Größe	80—100 μ	
1. Gestalt	spindelförmig, Verhältnis 3 : 1	eiförmig, Verhältnis 2 : 1
2. Schwanzanhang . .	nicht deutlich abgesetzt	deutlich abgesetzt
3. Mundkegel	breit, $\frac{1}{2}$ Körperbreite	schmal, $\frac{1}{8}$ Körperbreite
4. Zilienkranz	am oberen Rande des Mundkegels	a. Grund d. Mundkegels
5. Ektoplasmafortsätze	breit, fingerförmig	nagelförmig
6. Basis derselben . .	dem Körper direkt aufsitzend	auf zitzenförm. Erheb.
7. Achsenfäden in denselben	vorhanden (?)	fehlen

3. *Chaenia binucleata* nov. spec.

(Abb. 4a.)

QUENNERSTEDT beschrieb im Jahre 1867 (l. c. S. 15, 16) als *Chaenia vorax* n. gen. n. spec. einen langgestreckten, holotrichen Ziliaten mit verschälertem Vorderende, spaltförmiger, meist geschlossener Mundöffnung, verlängerten Zilien am Munde, mit mehreren Kernen und einer terminalen Vakuole; an der allgemeinen Körpergestalt ist eine schwache S-förmige Krümmung bemerkenswert. Dieser Art, von DUJARDIN (1841) bereits als *Trachelius teres* beschrieben, wurde späterhin von verschiedenen Autoren noch eine Reihe anderer Chaenien beigelegt, zum Teil neu untersuchte, zum Teil auch nur umbenannte Ziliaten aus anderen Gattungen. Unter ersteren sowohl, wie auch unter letzteren, finden sich unsichere Formen; eine verwickelte Synonymie ist das Resultat.

Die im folgenden beschriebene *Chaenia binucleata* (Abb. 4a) lehnt sich in morphologischer Beziehung an *Ch. teres* DUS., biologisch dagegen an *Ch. limicola* LAUT. an (Abb. 4b), mit der sie den Aufenthalt im Sapropel gemeinsam hat². In meinem Untersuchungsgebiete gehört die Form zu den selteneren Sapropelziliaten. Sie konnte wegen Abweichungen in mehreren auffälligen Merkmalen mit keiner der

¹ Von PÉNARD angezweifelt.

² KAHL fand *Ch. elongata* und *Ch. minor* ebenfalls im Faulschlamm.

bereits bekannten Chaenien identifiziert werden, weshalb für sie eine neue Spezies aufgestellt werden mußte, für die ich wegen des zweiteiligen Makronukleus die Bezeichnung *binucleata* vorschlage.

Chaenia binucleata besitzt einen langgestreckten, nach vorn und hinten zu verschmalerten Körper, der wie bei *Ch. teres* schwach S-förmig gekrümmt ist. An dem etwas schief abgestutzten Vorderende befindet sich als länglicher Spalt der Mund, der von Trichocysten und einem Kranz längerer Zilien umstellt ist. Der Mundspalt ist seitlich etwas verschoben. Ein Schlund ist nicht erkennbar, vor allem auch kein Stäbchenapparat. Das Hinterende des 150–160 μ langen Tieres ist ebenfalls schräg abgestutzt. Die spärlichen und kurzen Körperzilien stehen in 20–26 seichten Längsfurchen, die sich an der S-förmigen Krümmung des Körpers beteiligen. Sie sind nicht an allen Stellen des Körpers gleich dicht gestellt; auf der beim Kriechen dem Boden zugewandten Fläche stehen sie dichter als an den Körperseiten, nach

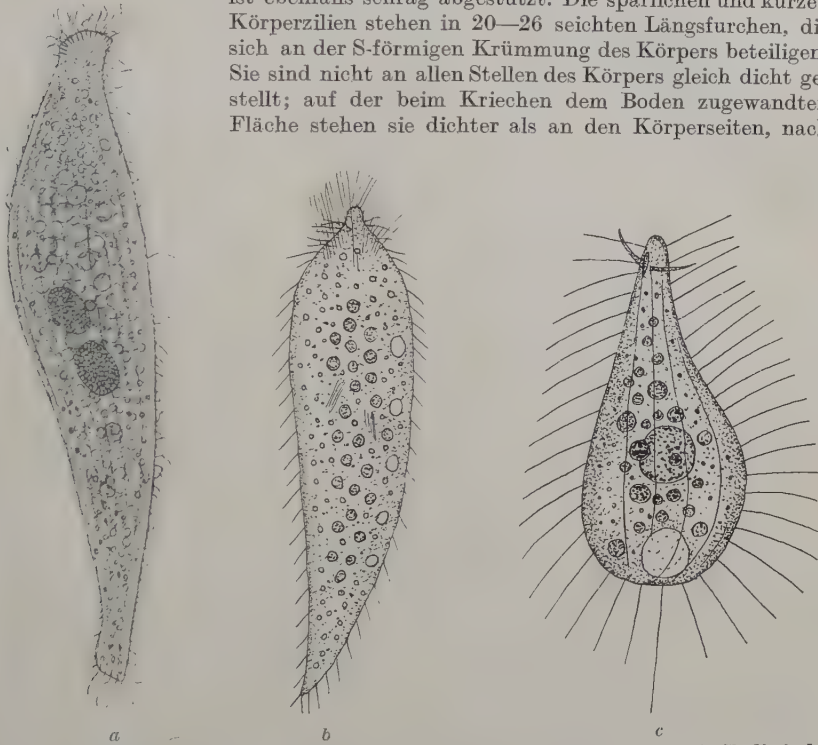


Abb. 4. a *Chaenia binucleata*. Apochromat 2mm, K.-Ok. 4. Vergr. = 1000 · 4/5. b *Ch. limicola*, nach LAUTERBORN. c *Ch. pontica*, nach LEPSL.

dem Rücken hin verlieren sie sich vollständig (Abb. 4a links). Die Kontur des Tieres erscheint ganz fein gekerbt.

Im Entoplasma liegen oft sehr zahlreiche kugelige Einschlüsse von verschiedenem Kaliber. Sie verleihen dem Tiere eine schwach gelbliche Färbung.

Der etwa in Körpermitte gelegene Makronukleus ist zweiteilig; die Teilstücke sind ellipsoid. Der Mikronukleus war wegen der stark färbbaren Entoplasmaeinschlüsse nicht sicher zu erkennen; vermutlich ist er rund.

Die kontraktile Vakuole liegt im hinteren Viertel des Körpers.

Chaenia binucleata lebt im Faulschlamm verunreinigter Gewässer, in dem sie sich langsam, kriechend und ohne Rotation fortbewegt.

Übersicht über die Körpermaße.

Länge	150—160 μ .
Größte Breite	33—35 μ .
Breite des Mundspaltes	12—14 μ .
Länge der Mundzilien	6 μ .
Länge der Körperzilien	3 μ .
Makronukleus	13 $\times$ 9 μ .

Systematische Stellung.

Das Genus *Chaenia* gehört zu der Familie *Holophryidae* SCHOUT. 1906. Es zeigt größere Ähnlichkeit eigentlich nur mit *Trachelophyllum* CLAP. und LACHM., ist jedoch gegen diese Gattung durch eine Reihe von Merkmalen gut abgrenzbar, wie folgende Übersicht zeigt.

	<i>Chaenia</i>	<i>Trachelophyllum</i>
Körper im Querschnitt	drehrund oder nur wenig abgeplattet	stark abgeplattet
Körperform	oft S-förmig	nie S-förmig
Mund	spaltförmig	rund
Trichocysten	meist nur am Munde	im ganzen Körper
Gallerthülle	fehlt	fast stets vorhanden.

SCHOUTEDEN bringt die zwei Gattungen dadurch in einen unberechtigten Gegensatz, daß er für *Chaenia* angibt (1906, S. 38): „Autour de la bouche, il n'y a pas de couronnes de cils differents“, für *Trachelophyllum* dagegen: „... autour de la bouche une ou plusieurs couronnes de longs cils“. Alle bisher beschriebenen Chaenien, mit Ausnahme der von LEPSI (1926) eingeführten *Ch. pontica* (Abb. 4c), haben aber längere Zilien um die Mundstelle. Schließlich kann man auch die zwei großen, zirrenähnlichen Gebilde, die seitlich des Mundspaltes der LEPSISCHEN *Ch. pontica* zu sehen sind, als besondere, verwachsene Zilien auffassen.

Gattungsdiagnose.

Körper langgestreckt, meist etwas asymmetrisch, mit verschmälertem Vorder- und Hinterende, oft S-förmig gekrümmt; Streifenverlauf meridional oder mit dem Körper S-förmig gewunden; Mund terminal oder nur ganz wenig seitlich verschoben, spaltförmig, von einer Gruppe längerer Zilien umgeben, ohne Stäbchenapparat, bisweilen von Trichocysten umstellt; *Ma* in verschieden zahlreiche Stücke zerteilt; Vakuolen öfters zahlreich, reihenförmig angeordnet; wenig metabolisch; Süßwasser und marin.

LEPSI (1926, S. 383) schlägt vor, „die Merkmale ‚langgestreckt, kontraktile, mehrere Mundborsten‘, fortan aus der Gattungsdiagnose wegzulassen“. Er stützt sich auf die Charaktere der von ihm beschriebenen *Ch. pontica* (Abb. 4c), die in den meisten Merkmalen ziemlich beträchtlich von den übrigen Arten der Gattung abweicht. (Kurz, plump, birnförmig, hinten breit gerundet; am Hinterende eine steife Borste; Mund subpolar, von zwei kräftigen „Borsten“ flankiert; Mundzilienkranz fehlt; ametabol). Alles das sind Merkmale, die nicht recht zu den Gattungsmerkmalen von *Chaenia* passen, und wenn man schon nach dem Vorschlage LEPSIS die Merkmale „langgestreckt, kontraktile, mehrere Mundborsten“ fortan aus der Gattungsdiagnose wegließe, so wären damit die angeführten Differenzen noch keineswegs behoben; ganz abgesehen davon, daß eine Notwendigkeit, das Merkmal „mehrere Mundborsten“ (das in dieser Form in der Gattungsdiagnose überhaupt noch nicht aufgetreten ist) zu streichen vielleicht nicht vorliegt, wenn man die Mundzirren von *Ch. pontica* als das Homologen der stets vorhandenen kräftigeren Zilien betrachtet, die den Mundspalt der übrigen

Chaenien umstellen. Es liegt vielleicht aber noch näher, die Form wegen der allgemeinen Körpergestalt in einer der Gattungen *Enchelys* oder *Spathidium* unterzubringen, wenn man sie nicht wegen der sehr charakteristischen Endborste zu einer der Gattungen *Urotricha*, *Plagiocampa* oder *Loxocephalus* stellen will, von denen besonders manche Arten der Gattung *Urotricha* birnförmige Gestalt aufweisen. Es wird nötig sein, die verwandtschaftlichen Beziehungen bei späteren Untersuchungen der *Ch. pontica* nochmals zu überprüfen.

4. *Plagiopyla* STEIN 1860.

(Abb. 5—8.)

Die Angehörigen dieser zu den typischsten Sapropeziliaten gehörenden Gattung sind trotz ihrer Kleinheit schon bei schwächerer Vergrößerung wegen ihrer sehr charakteristischen *Körpergestalt* zu erkennen: Die länglich eiförmigen, schwach gelblich gefärbten, in rastloser, rotierender und etwas pendelnder Bewegung befindlichen Tiere zeigen bei jeder Umdrehung in der Profilstellung ein tief eingekerbtes, quergestelltes Peristom, dessen vorderer Rand nasenartig vorsteht. Die tief eingesenkte, etwa in Querrichtung liegende Mundgrube trennt einen vorderen, köpfchenartigen Teil von einem ungegliederten, ovoiden Rumpfstück.

Die *Plagiopylen* gehören zu den häufigeren Faulschlammbewohnern; sie fehlen nur selten in den Proben und bilden mit *Metopus* und *Caenomorpha* ein fast unzertrennliches Trio, das für das Gesamtbild des von ihnen bewohnten Lebensraumes bezeichnend ist. Diese Tatsache wird seit ENGELMANN (1862) immer wieder mit Recht betont.

Auffällig erschienen im Verlaufe vorliegender Untersuchungen sehr bald gewisse, anscheinend konstante Größenverhältnisse: Eine kleinere, häufigere konnte von einer größeren und selteneren Form unterschieden werden; die Längsdurchmesser standen etwa im Verhältnis von 1 : 2. Spätere Untersuchungen am Totalpräparat und am Schnittbilde zeigten, daß es sich um zwei auch in anderen Punkten verschiedene Arten handelt, von denen die größere als *Pl. simplex* nov. spec. im folgenden Kapitel beschrieben werden soll. Die Speziesbezeichnung soll darauf hinweisen, daß dieser Art im Gegensatz zu *Pl. nasuta* das sogenannte quergestreifte Band, das weiter unten besprochen wird, fehlt.

a) *Plagiopyla simplex* nov. spec.

(Abb. 5 und 6.)

Dieses Tier ist 135—150 μ groß, besitzt schwach nierenförmige *Gestalt* und ist hinten etwas zugespitzt, vorn gerundet, im Querschnitt nahezu drehrund, doch etwas komprimiert.

Die Dorsalseite ist vom Vorder- bis zum Hinterende gleichmäßig konvex; die fast gerade, gegen die Peristomrinne hin etwas eingezogene Ventralseite zeigt, wenn sie genau von der Seite her betrachtet wird, an der Grenze des ersten und zweiten Körperdrittels den bereits als charakteristisch erwähnten Ausschnitt, das Ende der quergestellten Peristomrinne. Über die rechte Körperseite verlaufen etwa 40 Zilienfurchen, die am Hinterende nicht konvergieren, sondern auf die linke Seite übertreten, wo sie anscheinend alle nach dem Peristomausschnitt ziehen. Der Streifenverlauf auf dieser Seite unterscheidet sich in nichts von dem der *Pl. nasuta*, die in Abb. 7 von links her gesehen dargestellt ist. Die ventral liegenden Reihen ziehen gerade auf den Peristomausschnitt zu; die am weitesten dorsal gelegenen ziehen, bogenförmig der Dorsalkante folgend, zum Vorderende, durchlaufen dieses und stoßen dann von vorn her auf die vordere Kante des Peristomausschnittes; die dazwischen liegenden bilden Übergänge

zwischen diesen beiden Extremen (Abb. 7). In den Zilienfurchen sitzen die sehr zahlreichen, $12-15\ \mu$ langen *Zilien*. Der Zilienabstand innerhalb einer Reihe beträgt durchschnittlich $1,5\ \mu$, so daß auf der längsten Reihe ($=150\ \mu$) zwischen dem Vorder- und Hinterende gegen 100 Zilien stehen. Rechnet man auf jede der etwa 80 (nicht gleich großen) Zilienreihen im Durchschnitt 75 Zilien, so erhält man als Zilienzahl etwa 6000. Die Zilien sitzen auf deutlich erkennbaren Basalkörnern. Ihre Länge ist am ganzen Körper ungefähr die gleiche; dasselbe gilt von ihrer Dichte. Nur am vorderen Rande des Peristomausschnittes steht eine Zone dichter Zilien (Abb. 5, *or zil*).



Abb. 5. *Plagiomyia simplex*, rechte Seite. *mu gr* = Mundgrube, *or zil* = Mundzilien. Apochr. 2mm, K.-Ok. 4. Vergr. $= 1000 \cdot \frac{3}{10}$.

Charakteristisch sind für *Pl. simplex* zahlreiche radiär angeordnete *Trichocysten*, die leicht vollkommen ausgestoßen werden. Die ausgestoßenen Trychocysten bleiben in der Regel in der Pellicula stecken und verleihen dann dem Tiere, da sie auch in diesem Zustande noch radiär gerichtet sind, ein „igelartiges“ Aussehen. Bei *Pl. nasuta* habe ich keine Trichocysten gefunden, während LEVANDER (1894), dem wir eine sehr ausführliche Beschreibung der Art verdanken, hier deren beschreibt. Doch bemerkt er: „Die Menge der Trychocysten ist sehr verschieden bei den verschiedenen Individuen. Nicht selten werden Exemplare getroffen, die nur mit wenigen Trichocysten versehen sind. . . . Jedoch wurden auch von GOURRET und ROESER die Trichocysten vermißt“ (S. 66). Auch ROUX (1901), PÉNARD (1922) und KAHL (1926) beschreiben bei *Pl. nasuta* Trichocysten, so daß diesem Merkmal nicht, wie ich nach dem hier vorliegenden Material zuerst annahm, unterschiedende Bedeutung zukommt.

Der *Mund* liegt am Ende einer breiten und tiefen, aber niedrigen *Mundgrube* (Abb. 5, *mu gr*). Die äußere Öffnung derselben liegt quer zur Längsachse des Tieres auf der Ventralseite, die in dieser Höhe etwas abgeflacht erscheint. In Seitenansicht täuscht der innere Teil der überall gleich hohen Mundgrube leicht einen besonderen Schlund vor (LEVANDER); ein solcher ist bei beiden Spezies nicht vorhanden. In Abb. 5 stellt die äußerste, über die Membranellen hinwegziehende Linie die rechtsseitige, die nach innen hin folgende die linksseitige Begrenzung der Mundgrube dar. Zwischen beiden liegt der quergestellte Peristomspalt, und von hier aus senkt sich die oben und unten mit Membranellen besetzte, also ektoplasmatISChe Mundgrube nach innen. Die Nahrungsaufnahme kann nur an dem innersten Winkel erfolgen; dort liegt der *Mund*. Ungewöhnlich erscheint die aus zwei einander dicht gegenüberstehenden Membranellenbändern bestehende

Bewaffnung der Mundgrube. Diese Eigentümlichkeit erklärt sich jedoch unschwer aus der Annahme, daß hier versenkte, ehemals oberflächlich gelegene Bezirke vorliegen. Die Membranellenzone beginnt mit kleinen, sehr dünnen und einreihigen Membranellen ganz kurz hinter dem rechten Peristomwinkel. Weiter nach innen zu werden sie größer.

Wie aus Querschnitten (Abb. 6 *c, d*) zu erkennen ist, liegt die Mundgrube nicht genau median, sie ist vielmehr nach der rechten Körperseite hin verschoben, ähnlich wie bei *Pl. nasuta* (Abb. 8), doch stärker. Der Mund liegt deshalb in der rechten Körperhälfte, während der Kern in die linke verdrängt wird. Abb. 6 stellt sechs aufeinanderfolgende, 2μ dicke Schnitte durch den vorderen Teil von *Pl. simplex* dar. In Richtung von vorn trifft man zunächst auf die erwähnte Zone dichter Zilien (*a*), die den vorderen Peristomrand umsäumen (*or zil*). Diese Zilien sind kräftiger als die gewöhnlichen Körperzilien, von denen bei vorliegender Vergrößerung wenig zu sehen ist; sie färben sich auch stärker. Es fällt auf, daß die tief eingegrabenen Zilienfurchen in der Höhe der Mundgrube nur auf der Dorsalseite gut entwickelt sind, während sie nach der Ventralseite hin an Tiefe abnehmen und schließlich fast ganz verschwinden. In *b* ist das nach vorn hin gewendete „Dach“ der Mundgrube, in *c* das Lumen, in *d* und *e* der „Boden“ getroffen. Die Mundgrube senkt sich also ohne Übergang ziemlich unvermittelt bis fast zu ihrer gesamten Tiefe ein. Am Dach und am Boden erkennt man die äußerst dicht stehenden, dorso-ventral verlaufenden Basalkörperreihen. Die Mundstelle, an der sich gerade bildenden Nahrungsvakuole kenntlich, liegt am inneren Ende der Mundgrube, nach dem Hinterende zu. In dieser Höhe trifft man bereits auf Querschnitte des Makronukleus (*ma*), der in *e* tangential, in *f* voll getroffen ist; er liegt in einer durch Schrumpfung entstandenen Höhle. In *f* ist der Basalapparat der Membranellen deutlich zu erkennen. Er besteht aus mächtigen, knieförmig gebogenen, stark färbbaren Lamellen. Das Vorhandensein dieser basalen Stützapparate kann als Beweis dafür gelten, daß die Mundbewaffnung wirklich aus Membranellen besteht, da am Grunde von Zilien niemals lamellenartige Basalelemente gefunden worden sind. (Die meisten Autoren sprechen bei *Pl. nasuta* von Zilien.) Die Membranellen sind einreihig, ähnlich wie bei *Didinium nasutum*; bei den meisten Ziliaten sind sie zwei-, seltener dreireihig, d. h. aus drei Zilienreihen durch Verschmelzung entstanden. Die Verhältnisse bei *Pl. simplex* darf man vielleicht als primitiv ansprechen. Für die Primitivität spricht auch die Anordnung der Membranellen. Diese stehen nämlich in der Längsrichtung des

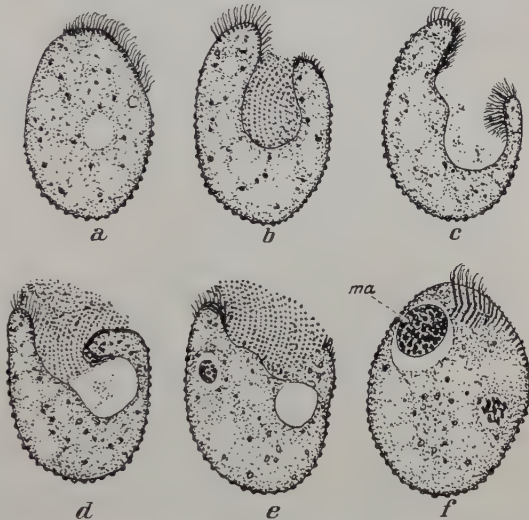


Abb. 6. *Plagiopyla simplex*. Querschnitte durch die Mundgend. 2μ . *ma* = Makronukleus. ZEISS DD, K.-Ok. 4. Vergr. = $450 \cdot \frac{9}{10}$.

Tieres und stellen die unmittelbare Fortsetzung der von vorn bzw. von hinten kommenden Körperzilienreihen dar, die in der der Mundgrube nur einander mehr genähert sind. Die Zahl der Membranellen beträgt 18 bis 20, ist also gleich dem Viertel der Gesamtzahl der Zilienreihen. Die Differenz erklärt sich daraus, daß nur die genau von vorn bzw. von hinten auf die Mundgrubenränder stoßenden Reihen in Membranellen übergehen, während die seitlich eintretenden unterdrückt werden.

Das *Entoplasma* ist dicht und mit zahlreichen kleinen und zerstreuten mittleren und großen Körnern erfüllt, doch fallen am Hinterende der meisten Tiere riesige Nahrungsvakuolen auf, die oft bis in die Mundgegend reichen. Die Abb. 5 stellt in dieser Hinsicht noch kein Extrem dar. Die Nahrung besteht aus Bakterien und kleineren Cyanophyteen.

Die kontraktile *Vakuole* liegt terminal, oft zwischen den Nahrungsvakuolen versteckt.

Der weit vorn gelegene *Makronukleus* ist langellipsoid und schließt, ebenso wie bei *Pl. nasuta*, einen Binnenkörper ein. Der *Mikronukleus* liegt in einer dorsalen Nische des *Ma*.

Übersicht über die Körpermaße.

Länge 135—150 μ .

Breite 60—70 μ .

Makronukleus 35—40 $\times$ 15—16 μ .

Mikronukleus 7,5 μ .

Länge der Zilien 15—16 μ .

Entfernung der Zilienreihen $2\frac{1}{4}$ — $2\frac{1}{2}$ μ .

Entfernung der Zilien voneinander $1\frac{1}{2}$ μ .

Länge der Trichocysten 6—7 μ .

b) *Plagiopyla nasuta* (STEIN 1860).

(Abb. 7, 8.)

Plagiopyla nasuta STEIN 1860, S. 58—59, 1867, S. 159, 330; ENGELMANN 1862, S. 379; GOURRET und ROESER 1886, S. 476ff., Taf. XXIX; BÜTSCHLI 1889, S. 1704—1705, 1459, 1720; LEVANDER 1894, S. 62—72, Taf. III, Abb. 28—30; BLOCHMANN 1895, S. 104, Taf. VI, Abb. 202; SCHEWIAKOFF 1896, S. 471, Taf. VI, Abb. 141; ROUX 1901, S. 76, Taf. IV, Abb. 16; SCHOUTEDEN 1906, S. 462, Abb. 61; PÉNARD 1922, S. 186ff., Abb. 186, 187; KAHL 1926, S. 304, Abb. R₁. *Paramacium cucullio* QUENNERSTEDT 1867, S. 18, Taf. I, Abb. 17, 18.

Diese Art schließt sich eng an die soeben beschriebene an. Dies gilt besonders von dem Verlaufe der Zilienreihen, der Membranellenbewaffnung der Mundgrube, dem Kern und der Anhäufung der Nahrungsvakuolen am Hinterende.

In der *allgemeinen Körpergestalt* weicht sie insofern von *Pl. simplex* ab, als sie am Hinterende nicht zugespitzt, sondern breit gerundet ist; außerdem ist das vordere Stück der Ventralseite vor dem vorderen Rande der Mundgrube etwas eingezogen, so daß das Nasenartige dieses Teiles noch mehr zur Geltung kommt.

KAHL berichtet indessen, daß der „Sommerform“ der nasenartige Vorsprung häufig fehle (1926, S. 304).

Die *Membranellenzone* beginnt im hintersten Viertel des Körpers auf der rechten Seite als sogenanntes *quergestreiftes Band* (LEVANDER 1894, S. 66). Dieses zieht (Abb. 7, *qu B*) nach vorn und wendet sich, ohne das Vorderende zu erreichen, rasch an Breite zunehmend, zur Mundgrube. Die Breite des außerhalb der Mundgrube gelegenen Teiles unterliegt Schwankungen (6—14 μ).

Der feinere Bau der Membranellen (*me*) und der Mundgrube (*mu gr*) ergibt sich aus Schnitten (Abb. 8). Während die Betrachtung des Totalpräparates leicht die Meinung aufkommen läßt, daß die Mundgrube ein enges, röhrenförmiges Gebilde ist (LEVANDER l. c., S. 65), zeigt der Schnitt, daß sie eine ausgedehnte, in der Querrichtung des Tieres stark verbreiterte Höhle darstellt. Die Membranellen (*me*) sind kurz, kräftig und stehen auf je einer gut entwickelten Basallamelle, in der die Basalkörper liegen. Beim Eintritt in den rechten Peristomwinkel (Abb. 8a) knicken sie scharf ein und versinken in einer tiefen Tasche, ohne sich zu spalten. Von der Seite her vermeint man hier infolgedessen zwei Membranellen zu sehen. Die Knickung wird auch innerhalb der Mundgrube beibehalten, und zwar dergestalt, daß der eine Flügel am Boden, der andere an dem Dache der Mundgrube hinzieht. Da diese, wie erwähnt, niedrig ist, berühren sich die beiden Membranellenflügel in der Mitte nahezu (Abb. 7). Der Eingang in die Mundgrube ist oft recht eng (Abb. 8b und QUENNERSTEDT l. c., Abb. 18). Die mit

Membranellen, also Ektoplasma gebildeten besetzte Mundgrube stellt „Außenwelt“ dar; die Nahrungsaufnahme kann nur in dem innersten Winkel der Mundgrube, der Mundstelle (*mu*), erfolgen.

LEVANDER (1894) und GOURRET und ROESER (1886) beschreiben in der Mundgrube gewöhnliche Zilien; nach STEIN (1860) und nach ENGELMANN (zitiert nach BÜTSCHLI 1889, S. 1705) ist eine undulierende Membran vorhanden; QUENNERSTEDT äußert sich nicht über diesen Punkt. LEVANDER (l. c. S. 65) ist der Meinung, daß die sehr dicht stehenden Zilien der Mundgrube, „ähnlich wie in dem Ösophagus der Rädertiere, wellenartig so schlagen können, daß sie zuweilen die optische Täuschung einer Membran hervorrufen mögen“. Weiterhin meint er „Die Peristomzilien der *Plagiopylla* sind nicht miteinander zu zusammenhängenden Blättchen oder Membranellen verwachsen, sondern stellen, wie man sich an lebenden Exemplaren überzeugen kann, einzellige Wimperreihen (einfache Wimperkämmchen) dar,

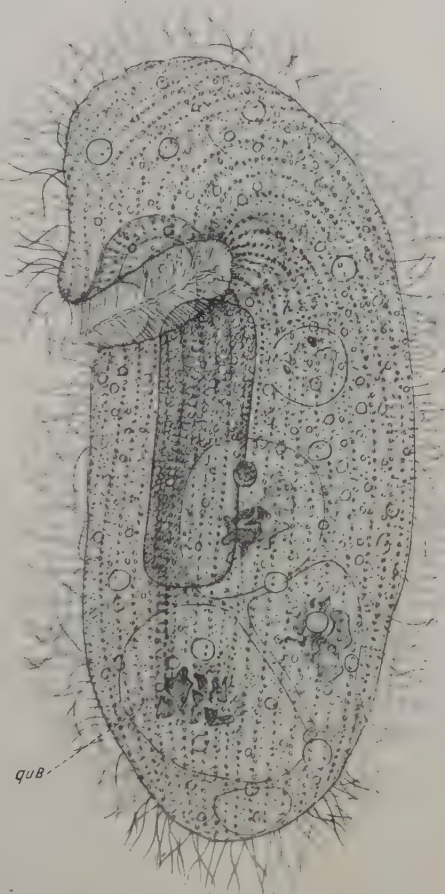


Abb. 7. *Plagiopylla nasuta*, linke Seite. *qu B* = quergestreiftes Band. Apochr. 2 mm, K.-Ok. 12.
Vergr. = 2000 · $\frac{1}{5}$.

welche sich so deutlich wie sonst nirgends als Abschnitte der gewöhnlichen Körperzilienreihen zeigen und in schönster Weise illustrieren, wie man sich die genetische Vorstufe der Membranellen vorzustellen hat“ (S. 64). ROUX (1902) und KAHL (1926) zeichnen und beschreiben Zilien. PÉNARDS Beschreibung (1922, S. 187, 188) ist in diesem Punkte nicht klar; er scheint geneigt zu sein, wenigstens auf dem Boden der Mundgrube undulierende Membranen oder eine solche anzunehmen; seine Zeichnung (Abb. 3) deckt sich, was die Bewaffnung der Mundgrube anbetrifft, mit der in dieser Arbeit gegebenen. Man muß sich bei der Beurteilung dieser Divergenzen vergegenwärtigen, daß es tatsächlich äußerst schwierig ist, nach

dem Total- oder dem Lebendpräparat zu entscheiden, ob es sich um synchron schlagende Zilien oder aber um Membranellen handelt.

Was die *Funktion des sogenannten quergestreiften Bandes* anbetrifft, so ist aus der ganzen Anlage ersichtlich, daß diese, soweit sie außerhalb der Mundgrube und hinter ihr gelegen ist, als nahrungszuführendes Organell nicht angesprochen werden kann. Diesem Teile könnte vielmehr lediglich eine Rolle bei der Lokomotion des Tieres zukommen. Vorausgesetzt natürlich, daß die Membranellen überhaupt schlagen; ich selbst, aber auch KAHL (1926), habe ein Schlagen nicht beobachten können, vielleicht wegen der Kleinheit dieser Elemente. PÉNARD hält es für ein „Haftorganell“.

Auch die *morphologische Deutung des quergestreiften Bandes* bereitet große Schwierigkeiten. Es liegt nahe, einen Funktionswechsel anzunehmen, der dieses Organell einem ursprünglichen, unbekannten Zweck entfremdet und später durch Funktionslosigkeit auf den Weg der Verkümmern gedrängt hat. LEVANDER (1894) nimmt an, „daß die Peristomfurche ursprünglich vom Vorderende des Körpers wie bei einigen Plagiotominen längs dem Bauchrande nach hinten bis an den auf der linken Körperseite gelegenen Mund führte und allmählich so gedreht worden ist, daß ihr aborales

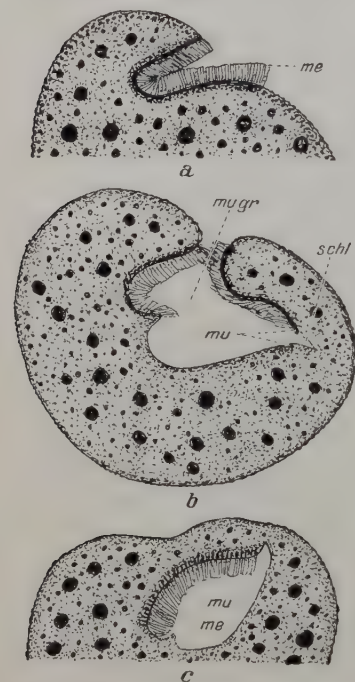


Abb. 8. *Plagiopylla nasuta*, Querschnitte durch die Mundgegend. 2 μ . me = Membranelle, mu = Mund, mu gr = Mundgrube, schl = Schlund. Apochr. 2 mm, K.-Ok. 6. Vergr. = 1020 $\cdot$ $\frac{9}{10}$.

Ende nach hinten und das orale Ende nach vorn rückte, indem zugleich die ganze Richtung des Peristoms zuerst in eine quere, schließlich aber, wie wir sie nun bei den meisten Exemplaren finden, in eine derartige übergang, daß das orale Ende mehr als das aborale dem vorderen Körperpol genähert wurde“ (l. c., S. 64). Diese Hypothese ist durch den Streifenverlauf gut begründet. Wenn man nun weiterhin annimmt, daß das quergestreifte Band als Bewegungsorganell ursprünglich vom hinteren zum vorderen Körperpol zog und hier von vorn her in das rinnenartige, mit nahrungszuführenden Membranellen ausgestattete Peristom einmündete und daß es bei der Drehung des Peristoms mit nach hinten verlagert wurde, so ergibt sich vielleicht eine Deutungsmöglichkeit dieses rätselhaften Gebildes. Ob der Vergleich mit den heterotrichen Plagiotomiden wirklich angebracht

ist, will mir jetzt nicht mehr so sicher erscheinen wie früher (WETZEL 1925). Vielleicht finden sich Beziehungen zu *Disematostoma* und *Trichospira*.

Übersicht über die Körpermaße.

Länge 50—70 μ .

Breite 25—30 μ .

Makronukleus 22—24 $\times$ 7—10 μ .

Mikronukleus 2—3 μ .

Länge der Zilien 6—8 μ .

Entfernung der Zilien 1 μ .

Entfernung der Zilienreihen $\frac{6}{5}$ —2 μ .

Plagiopyla STEIN 1860.

	simplex nov. spec.	nasuta Stein
Größe	bis 150 μ	bis 75 μ
Hinterende	zugespitzt	breit gerundet
Trichocysten	vorhanden	bisweilen fehlend
Quergestreiftes Band	fehlt	vorhanden
Membranellen in der Mundgrube	vorhanden	
Makronukleus	ellipsoid bis kugelig	
Mikronukleus	rund	
Entoplasma	zahlreiche große Nahrungs-Vakuolen	
Farbe	schwach gelblich	
Peristomrand	nasenartig	

5. *Metopus* CLAPARÈDE und LACHMANN 1858.

(Abb. 9—22.)

Beschreibungen und Abbildungen finden sich bei: CLAPARÈDE und LACHMANN 1858, Taf. XII, STEIN 1867, Taf. XVI, GOURRET und ROESER 1886, Taf. XXX, LEVANDER 1894, Taf. I, ROUX 1901, Taf. IV, MERMOD 1914, Taf. III, O. F. MÜLLER 1786, Taf. XXVII (*Trichoda* s), EBERHARD 1862, Taf. I (*Strombidium polymorphum*), QUENNERSTEDT 1867, Taf. I (*Metopides*), BÜTSCHLI 1889, Taf. LXII, KENT 1880—82, Taf. XXXII, STOKES 1888, Taf. V (*Metopides*), PÉNARD 1922, Abb. 194—196, KAHL 1927, Abb. 1—23.

Mit der Gattung *Metopus* kommen wir zu einer der heikelsten Protozoengattungen; heikel im Hinblick auf die außerordentlichen Schwierigkeiten, die sich ihrer systematischen Einteilung entgegensetzen und die sich im Laufe der Zeiten nicht vermindert, sondern eher vermehrt haben. Diese Schwierigkeiten sind in der unerhörten Vielgestaltigkeit begründet, in der uns ihre Angehörigen entgegen-treten. Ein Blick auf die beigegebenen Abbildungen wird davon überzeugen. Wir sehen da fast kugelige, am Vorderende stark aufgewundene Tiere auf der einen, langgestreckte, wenig gewundene auf der anderen Seite, dazwischen eine lange Reihe von Zwischentypen, zum Teil mit zackenförmigen Körperfortsätzen. Dieser Mannigfaltigkeit der äußeren Erscheinung steht eine auffallende Einheitlichkeit in den Ansprüchen gegenüber, die diese Tiere an ihre Aufenthaltsorte stellen: Sie leben alle im Faulschlamm.

Die Mannigfaltigkeit der äußeren Erscheinung der Gattung kann zweierlei Gründe haben; entweder handelt es sich bei den einzelnen Formen um selbständige Spezies oder sie ist ganz oder teilweise auf Variabilität zurückzuführen. Eine Entscheidung ist trotz der zahlreich vorliegenden Berichte auch heute noch nicht

in allen Fällen möglich, und letzten Endes beruht der eingangs erwähnte Zustand der Systematik der Gattung einzig und allein auf dieser Tatsache.

Daß es sich hier um hochgradig formveränderliche Tiere handelt, wird von allen bisherigen Beobachtern anerkannt; verschieden ist nur der Spielraum, der der Variabilität für eine selbständige Spezies zugebilligt wird. STEIN (1867), KENT (1882), BÜTSCHLI (1889) und ROUX (1901) erklären alle Formen, wie abweichend sie in ihren extremsten Typen auch gestaltet sein mögen, für Angehörige einer einzigen Art, der Spezies *Metopus sigmoides*. PÉNARD (1922) hält diesen Standpunkt für richtig, soweit er sich auf Formen bezieht, die sich nur durch den Grad der Torsion und der Verkürzung unterscheiden lassen — und das ist eben gerade die überwiegende Mehrzahl — und spaltet nur Formen ab, die sich durch charakteristische Besonderheiten, z. B. Zacken- und Schwanzbildungen, hervorheben. LEVANDER (1894), trennt die verkürzten Formen von den gestreckten und löst sie zum Teil noch einmal in selbständige Spezies auf, so daß die Gattung *Metopus* in dieser grundlegenden Arbeit in sechs Arten aufgespalten ist. Den Gipfel erreicht KARL (1927) mit 52 Arten und Varietäten. Das andere Extrem stellt die Ansicht MERMODS (1914) dar, der sogar die von allen übrigen Autoren als selbständig anerkannte Gattung *Caenomorphu* (siehe S. 227) in den Formenkreis von *Metopus* stellt.

Die Ansichten gehen also denkbar weit auseinander und es dürfte deshalb nicht uninteressant sein, die Gründe kennen zu lernen, welche die einzelnen Autoren für ihre Stellungnahme beibringen.

STEIN (1867, S. 328 ff.) hält alle Formen für Vertreter einer einzigen Spezies (*M. sigmoides*). Er glaubt, daß „die ursprünglich langgestreckten Tiere von *Metopus sigmoides* in einer früheren oder späteren Periode ihres Lebens durch ganz allmähliche Verkürzung des ganzen Körpers und stärkere, schraubenförmige Zusammendrehung ihres Vorderleibes eine Reihe von Formen durchlaufen, die sich immer weiter von der Grundform entfernen“. „Im ersten Stadium der Verkürzung sind die Tiere der normalen Form noch so ähnlich, daß wohl niemand im Ernst daran denken wird, sie für eine davon verschiedene Art zu halten. Ihr Körper hat durch Verkürzung des Hinterleibes eine mehr eiförmige Gestalt angenommen, die Stirnkuppe ist breiter und gewölbt geworden und fängt an, an der rechten Seite über den Hinterleib höckerförmig hervorzutreten. Der Mund ist unmittelbar an den rechten Seitenrand gerückt und liegt jetzt weit hinter der Mitte des ganzen Körpers.“ Er unterscheidet in der Formenreihe zwei Hauptformen, die *gewöhnliche, normale, gestreckte* (= Abb. 9) und die *tordierte* (= Abb. 10). Wie ersichtlich, denkt STEIN an einen ontogenetischen Entwicklungsprozeß, weniger an Variabilität.

BÜTSCHLI (1889, S. 1722) stützt sich hauptsächlich auf die Beobachtungen anderer Autoren. Er nimmt ebenfalls eine Spezies an, deren Mitglieder sich durch *hochgradige Variabilität* auszeichnen.

ROUX (1901, S. 79), der sein Urteil auf dreijährige Erfahrung basiert, schreibt: „Les diverses espèces qu'on a voulu former, selon le degré de torsion du corps, n'ont pas de raison d'être, car on trouve de nombreuses formes de passage chez lesquelles la torsion est plus ou moins accusée¹.“

PÉNARD (1922, S. 197) pflichtet dem wörtlich bei und will nur solche Formen als selbständige Arten anerkennen, die sich durch ganz besondere morphologische Kennzeichen aus der Menge der übrigen Formen hervorheben.

Die entschiedene Ablehnung der Spaltungsversuche durch die beiden zuletzt erwähnten, sehr erfahrenen Autoren ist um so bemerkenswerter, als dieser Stellungnahme die ausführliche, mit zahlreichen Einzelheiten ausgestattete Darstel-

¹ Kursiv nicht im Original.

lung LEVANDERS zeitlich weit voraus liegt, in der eine Trennung der Gattung in sechs Arten vorgenommen wird. Offenbar sind dessen Gründe nicht zwingend. LEVANDER schreibt (1894, S. 20): „Bis auf weiteres muß ich die beiden in Rede stehenden STEINSchen Hauptformen von *Metopus sigmoides* als zwei selbstständige Arten betrachten, die innerhalb gewisser Grenzen variieren, aber doch so voneinander getrennt sind, wie nur irgend für zwei morphologisch nahestehende Arten möglich. Die beiden als *M. pyriformis* und *M. bacillatus* unten beschriebenen neuen Formen sind gleichfalls in ihrem äußeren Habitus und in ihrer Größe einander sehr ähnlich, müssen jedoch als verschiedene Spezies betrachtet werden.“ „Wenn auch die genannte, von STEIN gebotene Abbildung geeignet erscheint, es unwahrscheinlich zu machen, daß sich die sogenannte toridierte Form durch konstante und ausgeprägte Merkmale von typischen *Metopus sigmoides* unterscheide, dürfte man dessen ungeachtet nur in seltenen Fällen über die Zugehörigkeit der betreffenden Exemplare in Zweifel geraten“ (S. 20). Die Variabilität gibt er zu, meint aber, daß „die langgestreckten *Metopus*-Individuen ohne Schwierigkeit zu einer wohlbegrenzten Art zusammengefaßt werden können, die in ihrer Körpergestalt innerhalb viel engerer Grenzen variiert als STEIN u. a. annahmen“ (S. 26). Also im wesentlichen: Dafürhalten an Stelle bündiger Beweise.

Daß auf diese Art und Weise Andersdenkende nicht zu überzeugen sind, und daß ferner die Verhältnisse vergleichend morphologisch eben doch nicht so klar liegen, zeigt außer ROUX und PÉNARD in sehr drastischer Weise MERMOD, der in seiner 1914 geschriebenen Arbeit sogar das Genus *Caenomorpha* als nichts weniger auffaßt als ein Entwicklungsstadium von *Metopus*. Er hat nach seiner Angabe gesehen, wie ein *Metopus* durch Eindrehung zu *Caenomorpha* wurde, wie *Metopus* Pelliculafetzen samt Zilien abstieß und als (in großen Teilen zilienlose) *Caenomorpha* weiter lebte (zweimal). Er stützt sich ferner auf die zeitliche Aufeinanderfolge in Kulturen und auf die Tatsache, daß rein morphologisch der Typus der Gattung *Caenomorpha* sich bequem aus einem verkürzten *Metopus* ableiten läßt. Einen ähnlichen Gedanken äußert bezeichnenderweise auch MERMODS energischer Widersacher KAHL (1927, S. 165), der in *Metopus Darwini* „anfangs einen direkten Vorfahren der anderen Gattung“ entdeckt zu haben meinte; späterhin erschien ihm „die Sache etwas zweifelhaft“.

Mit KAHL sind wir bei dem neuesten Bearbeiter der Gattung *Metopus* angekommen; er widmet ihr eine Monographie mit 45 Seiten und 99 Abbildungen, in der er sie in 35 Arten und 17 Varietäten spaltet. Die Meinung seiner andersdenkenden Vorgänger führt er auf die „unzureichenden optischen Hilfsmittel“, die diesen Forschern zu Gebote standen, zurück und darauf, daß diese „den einzelnen Typen gar nicht die nötige Aufmerksamkeit schenken konnten“ (S. 125). Seine eigene Meinung begründet er wie folgt: „Ich kann solchem Zweifel nicht anders begegnen, als daß ich von vornherein behaupte¹, daß nach meinen sehr reichlichen Erfahrungen zwischen den einzelnen gut abgegrenzten Formen nie die geringsten Übergänge festzustellen sind. Jede Art variiert unter sich, und zwar nicht stärker, sondern oft geringer als die meisten anderen Infusorien“ (S. 125). Er meint, daß es „bequem“ ist, alle Formen zu einer einzigen, hochgradig variablen Art zusammenzufassen, übersieht aber wohl, daß das gegenteilige Verfahren mindestens ebenso bequem ist.

Wenn man diese so verschiedenartigen Äußerungen überblickt, so mag es scheinen, als ob die Streitfrage an einem Punkte angekommen ist, wo subjektives Dafürhalten objektiven Zwang ersetzt. Dem ist jedoch nicht so, wie nunmehr gezeigt werden soll. Zu diesem Zwecke werden zunächst die Hauptformen be-

¹ Kursiv nicht im Original.

sprochen, danach soll die Frage erörtert werden, ob diese einer oder mehreren Spezies zuzurechnen sind, zuletzt werden die abweichenden Formen betrachtet.

a) Die sogenannten Hauptformen.

Am häufigsten begegnen dem Beobachter Formen, die um die in Abb. 9 und 10 abgebildeten variieren; erstere entspricht der sogenannten normalen oder gestreckten, letztere der verkürzten oder tordierten Form. Die übrigen sind im allgemeinen um so seltener zu finden, je weiter sie sich morphologisch von diesen zwei „Hauptformen“ entfernen. Eine (einzige) Mittelform, welche die größten Frequenzzahlen auf sich vereinigt, existiert nicht; beide „Hauptformen“ sind etwa gleich häufig.



Abb. 9.

Metopus sigmoides.
DD, K.-Ok. 4.
Vergr. = 400 · $\frac{3}{4}$.

1. Die sogenannte gestreckte Hauptform (*Metopus sigmoides* CL. L.). (Abb. 9.)

Sie besitzt einen langgestreckten, schwach S-förmig gekrümmten, hinten etwas verschmälerten Körper, der in seinem vorderen, vor der adoralen Zone gelegenen Teile nach links gedreht erscheint, weshalb das Vorderende dachartig über das Peristom vorgeschoben ist. Die ventralen Zilienreihen beginnen am hinteren Peristomrande; sie laufen, allmählich konvergierend, nach dem hinteren Körperpol, wo sie sich am Porus excretorius treffen. Die dorsalen Zilienreihen verlaufen von hier aus meridional nach vorn, ein Teil von ihnen ist durch die Drehung des Vorderendes auf die Ventralseite des Tieres gerückt, wo sie dem vorderen Peristomrande annähernd parallel laufen. Der ellipsoide Makronukleus liegt vor der Körpermitte.

Die sonstige Körperbeschaffenheit ist derjenigen der „verkürzten“ Hauptform so ähnlich, daß sie mit dieser zugleich besprochen werden kann.

Eine ausführliche Beschreibung der „gestreckten“ Hauptform findet sich bei STEIN (1867, S. 328—335), mit meisterhaften Abbildungen versehen, und bei LEVANDER (1894, S. 5—19).

2. Die sogenannte verkürzte Hauptform (*Metopus contortus* LEV.). (Abb. 10.)

Körperform. Der Körper ist kürzer, plumper, im ganzen etwa eiförmig; er erscheint in seinem vorderen Teile noch mehr gedreht als bei der vorigen Form. Gleichzeitig ist die adorale Zone in ihrer ursprünglichen Richtung, also schräg nach hinten rechts, verlängert. Während die zuerst beschriebene Form ein Peristom von etwa $\frac{1}{2}$ Umgang besitzt, beschreibt das der zweiten einen vollen Umgang, in seinem letzten Teile in einer hohlkehlenartigen Rinne des hinteren Körperteiles verlaufend. Der vor dem Peristom gelegene Körperabschnitt ist, je nach seiner Gestalt, Stirnkuppe oder -platte, auch Scheitelplatte, genannt worden. Die Anordnung der Zilienreihen ist die gleiche wie bei der gestreckten Form, doch münden stets eine oder einige der vorderen Reihen in spitzem Winkel in die Wimperzone *wz*; sie werden also von der adoralen Zone abgeschnitten, eine Tatsache, die zur Unterscheidung der verschiedenen Spezies herangezogen worden ist. Sie sitzen in tiefen Zilienfurchen. Die Bewimperung ist kurz und dicht. Am vorderen Peristomrande fallen längere Zilien auf, die in eng stehenden Reihen angeordnet sind (Wimperzone, *wz*). Das Hinterende trägt einen Schopf langer

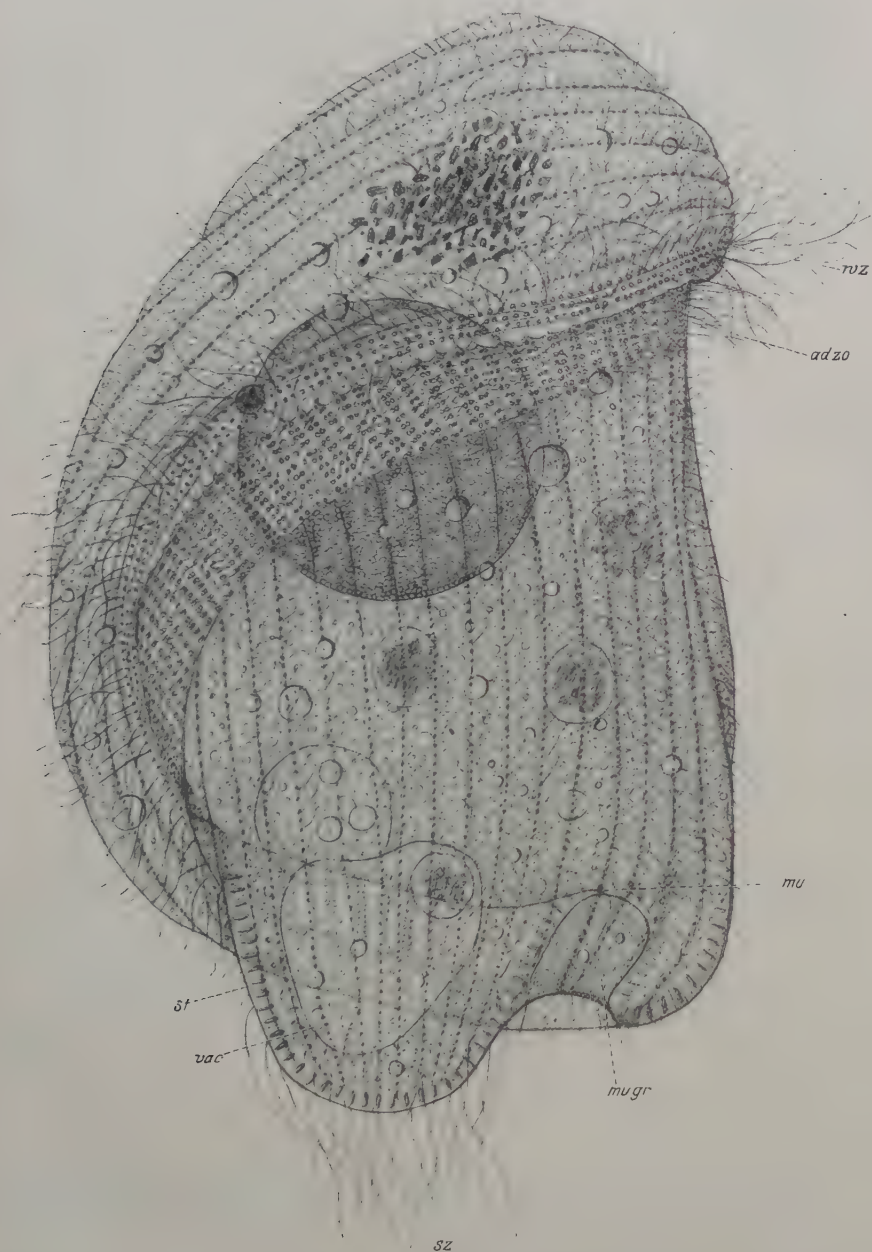


Abb. 10. *Metopus contortus*, „Ventralseite“. *adzo* = adorale Zone, *mu* = Mund, *mu gr* = Mundgrube, *st* = Trichozysten, *sz* = Schwanzzilien, *vac* = Vakuole. Im Vorderende der „Körnerhaufen“. Apochr. 2mm., K.-Ok. 12. Vergr. = 2000 $\cdot \frac{1}{6}$.

Zilien (Schwanzzilien, *sz*). Alle Zilien entspringen auf runden, deutlich sichtbaren Basalkörnern.

Die *adorale Zone* beginnt als zugespitztes Feld nahe dem vorderen Körperpol in einer seichten Furche (Abb. 11), nimmt rasch an Breite zu und behält diese dann bis in die Mundgrube hinein bei. Nach ihrem Ende zu wird sie mehr und mehr von dem überhängenden vorderen Peristomrande überdeckt. Auf der Zone erkennt man eine große Anzahl von Doppelreihen, die durch die Basalkörner gebildet werden; sie tragen Zilien. Auf jeder Doppelreihe stehen durchschnittlich 10 Zilienpaare eng nebeneinander; nach vorn zu werden es weniger, da sich die Zone hier zuspitzt. Weder am lebenden, noch am fixierten Präparate konnten Membranellen nachgewiesen werden. Auch auf den Schnitten (Abb. 12, *ad zo*)

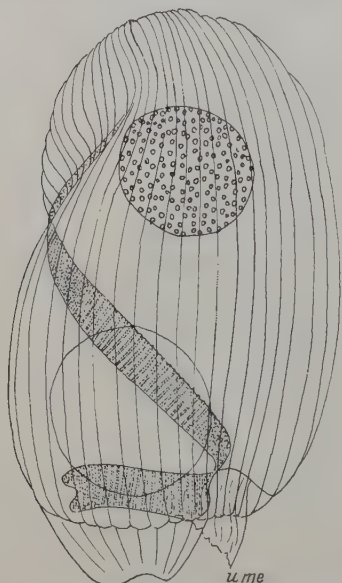


Abb. 11. *Metopus contortus*, „Dorsal“-seite.
u me = undul. Membran. Apochr. 2 mm,
K.-Ok. 6. Vergr. = 1020 · $\frac{2}{3}$.

waren stets nur einzeln stehende, unverwachsene Zilien zu sehen. Bei anderen heterotrichen Ziliaten sind die Membranellen sowohl im fixierten Totalpräparat, wie auch im Schnitt leicht zu erhalten; ob in diesem Punkte ein Gegensatz zwischen unserer Form und den anderen Heterotrichen besteht, konnte nicht sicher festgestellt werden, da ja die Möglichkeit besteht, daß die Membranellen von *Metopus contortus* sich wegen größerer Zartheit besonders leicht auffasern.

STEIN (1867) zeichnet ebenfalls einzelne, nicht verwachsene Zilien, doch ist zu bedenken, daß er die Membranellen selbst bei anderen, typischen Heterotrichen, bei denen ihre Beobachtung nicht so schwierig ist wie bei *Metopus*, noch nicht erkannt hatte. LEVANDER (1894) bemüht sich, die inzwischen (STERKI 1878, BÜTSCHLI 1889) herrschend gewordene Ansicht, daß die Zone der Heterotrichen stets aus Membranellen bestehe, mit seinen mehr oder weniger gegen- teiligen Beobachtungen bei den *Metopus*-Arten in Einklang zu bringen. „An abgetöteten Exemplaren erscheinen die Membranellen immer in freie Fibrillen aufgelöst ...

Daß sich die Membranellen auch bei lebenden Exemplaren gern in Fibrillen auflösen, dafür sprechen einige Beobachtungen. . . . Diese (die Membranellen) waren, wahrscheinlich wegen des abnormen Zustandes des Tieres, deutlich in Fibrillen aufgelöst, deren Einzelbewegungen verfolgt werden konnten.“ Doch will er nicht in Abrede stellen, „daß die Fibrillen . . . unter normalen Verhältnissen zu wirklichen Plättchen vereinigt“ seien (S. 11, 12). KAHL (1927, S. 159) stimmt dieser Darstellung bei.

Die Ziliendoppelreihen der adoralen Zone erscheinen nicht sämtlich als Fortsetzung der Körperstreifen; es kommen vielmehr auf einen solchen zwei bis drei adorale Doppelreihen. Der vordere, überhängende Peristomrand ist fein gekerbt; einer Doppelreihe entspricht eine Kerbe.

Der *Mund*, der eigentlich die ventrale Körperseite bestimmt, ist auf die „Dorsal“-seite verlagert. Die ursprüngliche Ventralseite, in den Beschreibungen allgemein als „die Ventralseite“ bezeichnet, läßt sich durch vergleichende Be-

trachtung ermitteln. Ihre Feststellung bereitet dem Kenner keine Schwierigkeiten; sie ist in Abb. 10 dargestellt. Die Mundöffnung liegt am Grunde einer ektoplasmatischen Mundgrube (Abb. 12d, 11), die mit einer undulierenden Membran ausgerüstet ist (*u me*), außer den adoralen Zilienreihen, die, wie erwähnt, in die Mundgrube eintreten. Die undulierende Membran reicht bis auf das freie Peristom; sie ist an dessen vorderem (rechten) Rande befestigt und $\cong$ peristombreit.

In dem *Entoplasma* fallen stets mit Purpurbakterien gefüllte Nahrungsvakuolen auf. Die kontraktile Vakuole (*vac*) liegt an dem hinteren Körperpol, der große, kugelige Makronukleus etwas vor der Körpermitte. Der kleine Mikronukleus liegt dem *Ma* dicht an (Abb. 10 links). Im Vorderende liegt meist ein Haufen dunkel erscheinender Körner, von BÜTSCHLI als Paraglykogen bezeichnet.

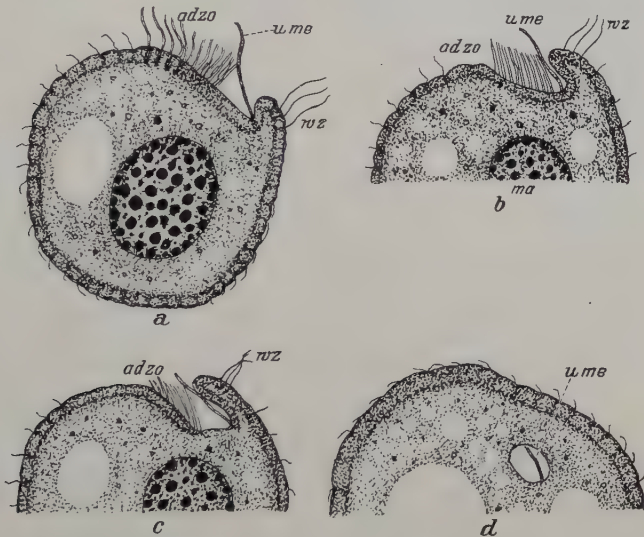


Abb. 12. *Metopus contortus*. Querschnitte durch das Peristomfeld. 2u. *adzo* = adorale Zone, *u me* = undulierende Membran, *wz* = Wimperzone. Apochr. 2 mm, K.-Ok. 6. Vergr. = 1020 · $\frac{9}{10}$.

Nicht selten sieht man, besonders am hinteren Körperende, einen Besatz von Trichocysten im Ektoplasma (Abb. 10, *st*).

Die *Pellicula* erscheint durch feine, in Schrägreihen angeordnete Punkte dicht gestreift (Abb. 13a, vorn). Wahrscheinlich beruht diese Struktur auf der Anordnung der Alveolen der Alveolarschicht.

Gehören vorstehend beschriebene „Hauptformen“ einer oder mehreren Spezies an?

Nachdem wir die sogenannten Hauptformen der älteren Autoren kennen gelernt haben, soll nunmehr der Frage näher getreten werden, ob diese so verschiedenen, „seltsam vielgestaltig variierenden“ Tiere (BÜTSCHLI) einer oder mehreren Spezies zuzurechnen sind. Bei der Beantwortung dieser Frage wird es vor allem darauf ankommen, festzustellen: 1. ob morphologisch verbindende Zwischenstufen vorhanden sind, 2. ob im Freien oder in Kulturen die zwei „Hauptformen“ ontogenetisch ineinander übergehen, 3. ob die Hauptformen sich überhaupt mor-

phologisch auseinander halten lassen, 4. ob faunistische Gründe für die eine oder die andere Möglichkeit sprechen, 5. ob sich die Hauptformen isoliert längere Zeit züchten lassen, 6. ob die gestreckten mit den verkürzten Formen konjugieren.

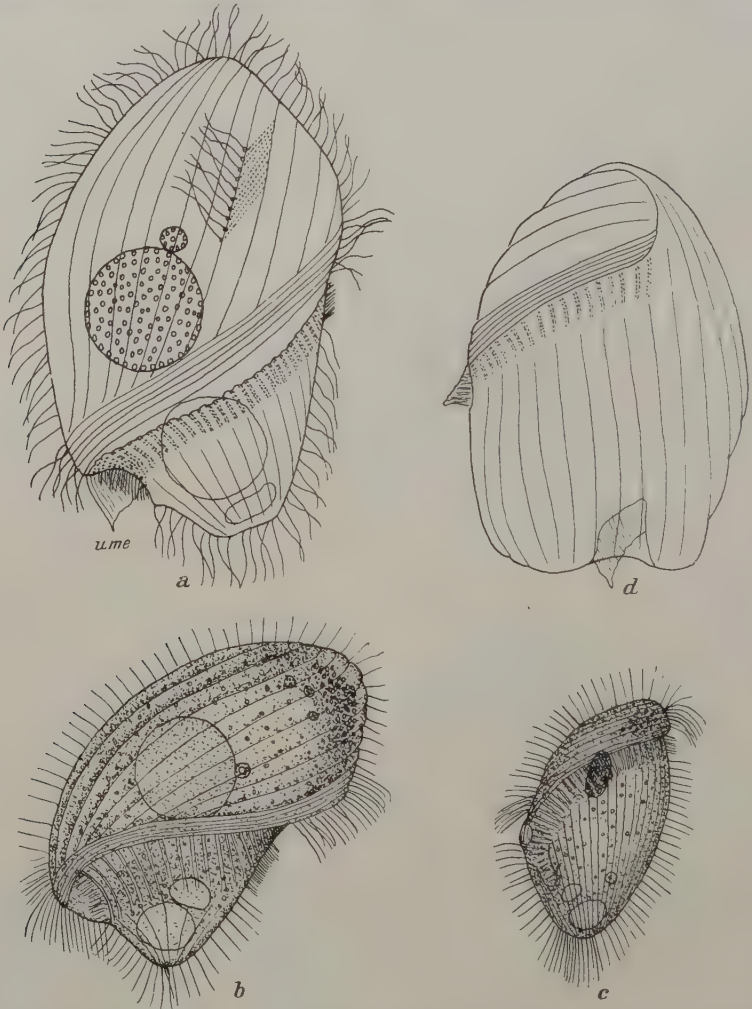


Abb. 13. *Metopus contortus*. *a* Stark tordiertes Exemplar. Im Vorderende eine Zilienreihe und die Schrägreihen feiner Punkte angedeutet. Imm. $\frac{1}{16}$, K.-Ok. 2. Vergr. = $820 \cdot \frac{2}{3}$. *b* Stärker, *c* weniger tordiert, n. LEVANDER. *d* Atypische Ausbildung des Vorderendes. Imm. $\frac{1}{16}$, K.-Ok. 4. Vergr. = $1240 \cdot \frac{2}{3}$.

1. Sind morphologisch verbindende Zwischenformen vorhanden?

Diese Frage muß bejaht werden. Formen, die morphologisch zwischen der typischen gestreckten Form, worunter hier STEINS Abb. 5, 6 von *Metopus sigmoides* (vgl. auch Abb. 9) verstanden werden soll, und der typischen verkürzten Form (= STEINS Abb. 9—12) stehen, sind zu finden. Auf dieser Tatsache beruht



Abb. 14. Gestreckte und verkürzte *Metopus*-Formen. a *Metopus ovalis*, b *M. barbatus*, c *M. pulcher*, d *M. fuscus*, e u. h *M. lamnarius*, f *M. mirabilis*, g *M. vexilliger*, i *M. rostratus*, k *M. latus*, l *M. ridiculus*, m *M. caudatus*, n *M. propagatus*, o *M. spinosus*, p *M. bacillatus* var. *caudatus*, q *M. bac. v. dentatus*, r *M. bac. v. striatus*. e Original, ZEISS DD, K.-Ok. 6. Vergr. = $475 \cdot \frac{3}{4}$; g u. m nach PÉNARD, die übrigen nach KAHL.

ja die Auffassung der älteren Autoren. Diese Zwischenformen sind nun häufig, ja fast zumeist, unter sich nicht völlig gleich, so daß die eine Form näher an die gestreckte Hauptform, die andere näher an die verkürzte rückt. Ein Blick auf Abb. 9—22 wird davon überzeugen. Ob man die Reihe, die man auf diese Weise zusammenstellen kann, für genügend geschlossen ansieht oder nicht, das hängt zunächst vollständig von dem Ermessen des Beurteilers ab; dem einen ist sie ein vollgültiger Beweis für die genetische Zusammengehörigkeit der gesamten Reihe,

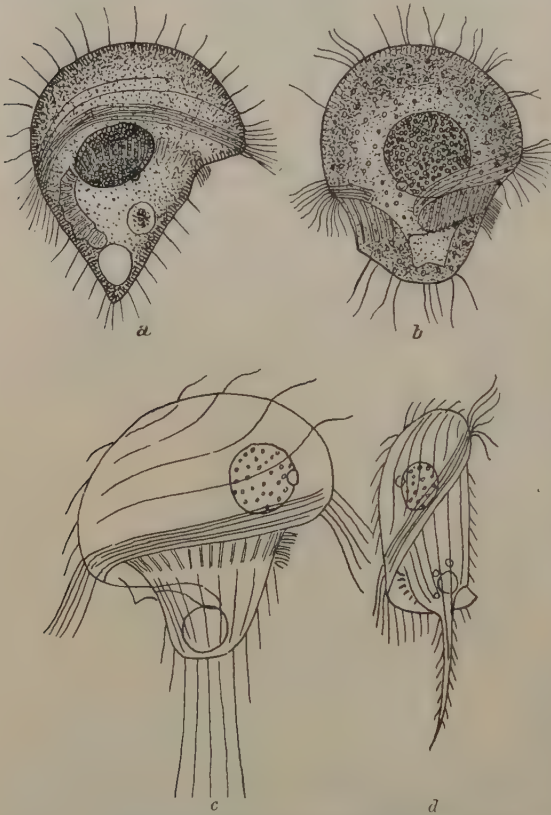


Abb. 15. a *Metopus bacillatus*; b *M. pyriformis*. Nach LEVANDER.
c *M. intercedens*, d *M. Darwini*. Nach KAHL.

isoliert stehen, daß ferner die Reihe an sich kein Beweis dafür ist, daß nicht eine jede dieser Formen eine selbständige Spezies darstellt, und daß es im allgemeinen mißlich ist (um nicht zu sagen unwissenschaftlich), bei Beurteilung einer Frage subjektives Ermessen mitsprechen zu lassen.

Aus dieser Betrachtung ergibt sich also, daß die so oft in den Vordergrund gedrängte „Reihe der Zwischen- und Übergangsformen“ überhaupt keine bündige Entscheidung der alten Streitfrage zuläßt.

2. Sind ontogenetische Zwischenformen vorhanden?

Von besonderem Interesse sind Teilungsbilder, da, wie bereits erwähnt, STEIN (1867) einen ontogenetischen Entwicklungsprozeß annimmt, in dessen Verlaufe

dem anderen aber nicht, wie die Besprechung der einzelnen Arbeiten oben gezeigt hat. Anhänger der ersten Meinung könnten Skeptikern wie KAHL (und mir) entgegenhalten, daß die in der Formenreihe offen bleibenden Lücken nicht das Maß morphologischer Sonderung erreichen, das wir von Arten anderer Ziliaten gewöhnt sind, sowie darauf, daß die Lücken vielleicht nur auf ungenügender Kenntnis der Formenreihe beruhen; in der Tat sehen wir ja, daß eine jede nähere Beschäftigung mit der Gattung *Metopus* immer wieder neue Formen zutage gefördert hat und noch fördert. Anhänger der gegenteiligen Ansicht können darauf hinweisen, daß Lücken in der Formenreihe eben doch noch vorhanden sind, daß manche Formen (wie z. B. *M. contractus*, *M. mucicola*, Abb. 16 und 18a) sehr

aus gestreckten Tieren verkürzte und tordierte entstehen sollen. LEVANDER (1894) hat nur ein einziges Mal ein Teilungsstadium von *M. sigmoides* beobachten können. Die Teilung war schon weit vorgeschritten; die adorale Zone des hinteren Teilungssprößlings schien neu gebildet zu werden. Diese Darstellung trifft zu; die Teilung dieser Form (der gestreckten) weist im übrigen nichts Auffälliges auf, wie ich in Kulturen oft beobachten konnte. Der Teilungssprößling der „gestreckten Hauptform“ ist ebenfalls eine gestreckte Form.

Größeres Interesse müssen aber die Vorgänge bei der Teilung der verkürzten Formen erwecken, da sich aus ihnen ergeben soll, ob der hintere Teilungssprößling eine gestreckte Form ist oder nicht. Abb. 16 stellt ein Teilungsstadium der verkürzten Form dar. Der vordere Sprößling war ein *M. contortus*, entsprach also der Abb. 10 und war stark verkürzt und tordiert, der hintere nicht oder doch nicht so stark; beide hingen noch durch eine Plasmabrücke zusammen, die während der Präparation durchriß. Der vordere Sprößling war (unter einer Anzahl ähnlicher Formen) nicht mehr mit Sicherheit aufzufinden, der hintere ist in Abb. 16 abgebildet. Die adorale Zone ist noch nicht ausgebildet, lediglich die drei Wimperreihen des vorderen Peristomrandes sind zu sehen. Ein undifferenziertes Feld an dessen hinterem Ende deutet die Stelle an, an welcher sich später der Mund mit der Mundgrube einsenkt. Die adorale Zone differenziert sich aus dem schmalen, zwischen den ventralen Zilienfurchen und der hintersten der drei Wimperreihen gelegenen Bande heraus. Sie steht zunächst sehr steil; die später auftretende Neigung zur Längsachse ist also, wie wir annehmen müssen, sekundär. Die gesamten Proportionen des Tieres weisen auf eine „verkürzte“ Form, jedoch nur eben andeutungsweise. Es fehlt auch die charakteristische Hohlkehlbildung des hinteren Peristomendes, das Vorderende des Tieres ist noch steil gestellt und wenig gedreht, ein Überhängen noch nicht zu bemerken. Der Makronukleus ist ellipsoid, wenn auch mehr der Kugelgestalt genähert. Von der gestreckten Form unterscheidet sich der Sprößling durch die geringere Länge, durch das Fehlen der S-förmigen Krümmung, der Vorwölbung des vorderen Körperendes, dessen Drehung und Überhängen, durch die Gestalt des Makronukleus und durch die viel gedrungenere Form.

Dies ist die einzige Teilungsform der verkürzten Form, die mir je zu Gesicht kam; von anderen Autoren ist überhaupt keine gesehen worden. Aus ihrer Betrachtung läßt sich folgendes entnehmen: 1. Der hintere Teilungssprößling der sogenannten verkürzten Form steht morphologisch zwischen dieser und der gestreckten, doch ersterer weit näher. 2. Gewisse ontogenetische Umwandlungen, wie sie von STEIN beschrieben wurden, scheinen stattzufinden: Auswachsen der adoralen Zone nach hinten zu, verbunden mit zunehmender Querstellung, Drehung des vor der Zone gelegenen Körperabschnittes, Verkürzung der Längsachse. 3. Diese Umwandlungen sind jedoch viel geringfügiger als die, welche von STEIN vorausgesetzt wurden, um die Verwandlung eines *Metopus* vom gestreckten Typus (*M. sigmoides*) in einen solchen vom verkürzten (*M. contortus*) herbeizuführen. 4. Alles dies macht es *unwahrscheinlich*, daß die verkürzten Formen mit den gestreckten in eine Spezies gehören; mindestens zwei Spezies werden wahrscheinlich.

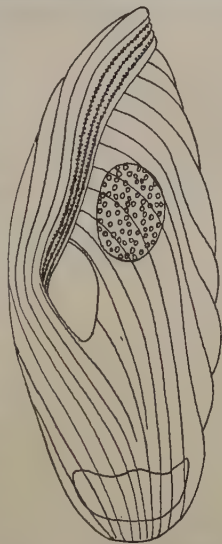


Abb. 16. Hinterer Teilungssprößling von *M. contortus*. Mundgegend in der Anlage. Apochr. 2 mm, K.-Ok. 6. Vergr. = 1020 · 4/5.

Ontogenetische Umwandlungen an *Metopus* hat auch MERMOD (1914, S. 78 bis 80) beschrieben. Er hat angeblich mehrmals gesehen, wie zwischen Detritusteilchen eingeschlossene *Metopus*-Individuen durch Torsion die Charaktere von *Caenomorpha* annahmen, ferner, wie ein *Metopus* einen anfänglich vorhandenen Stachel einzog und in einen normalen verkürzten *Metopus* überging und schließlich (zweimal), wie *Metopus* durch Abwerfen der Pellicula sich in eine *Caenomorpha* verwandelte. Aus seinen Angaben ist mit Ausnahme des zweiten Falles nicht sicher zu erkennen, ob er bei der Ausgangsform die gestreckte oder die verkürzte *Metopus*-Form meint. Die über diese Form hinausgehenden Umwandlungen interessieren in diesem Zusammenhange nicht; aus seinen von KAHL (1927, S. 124) mit berechtigten Zweifeln aufgenommenen Ausführungen ist als mehr oder weniger sichere Tatsache zu entnehmen, daß *Metopus*-Individuen durch Verkürzung und Torsion Umwandlungen des Körperbaues erleiden. Nicht bewiesen ist mit seiner Beschreibung die Umwandlung des „gestreckten“ Typus in den „verkürzten“.

Die übrigen Autoren haben auf ontogenetische Umwandlungen nicht geachtet bzw. solche nie gesehen. Das Wenige, was bisher über diesen Punkt bekannt geworden ist, berechtigt nicht zu der Behauptung, daß die „gestreckte“ Form (*M. sigmoides*) im Laufe ihres individuellen Lebens in die „verkürzte“ (*M. contortus*) übergehe.

3. Lassen sich die sogenannten Hauptformen morphologisch sicher auseinanderhalten?

Wenn nach dem bisher Gesagten die Meinung entstehen sollte, daß es eigentlich nicht allzuschwer sein müßte, die in Rede stehenden Formen morphologisch zu unterscheiden, so muß dem leider mit den nun folgenden Ausführungen entgegengetreten werden. Zwar ist es möglich, die typischen Formen des gestreckten und des verkürzten *Metopus* zu trennen; dehnt man aber die Betrachtung auf die benachbarten Formen aus, seien es nun Varietäten oder Arten, so ergeben sich beträchtliche Schwierigkeiten.

Dies soll zunächst an Hand der, was die morphologischen Einzelheiten anbelangt, zutreffenden, von allen späteren Autoren anerkannten Schilderungen LEVANDERS (1894) gezeigt werden. L. zählt in seiner Arbeit auf:

- | | |
|-------------------------------|--------------------------------------|
| 1. <i>Metopus sigmoides</i> | = typische gestreckte Form (Abb. 9). |
| 2. <i>Metopus contortus</i> | = typische verkürzte Form (Abb. 10). |
| 3. <i>Metopus pyriiformis</i> | } = verkürzte Formen (Abb. 15 a, b). |
| 4. <i>Metopus bacillatus</i> | |
| 5. <i>Metopus acuminatus</i> | |
| 6. <i>Metopus striatus</i> | |

Wie es mit der gegenseitigen Abgrenzung dieser Spezies bestellt ist, zeigt folgende, nach LEVANDERS Angaben zusammengestellte Tabelle (S. 213).

Es zeigt sich also, daß 1. die typischen Hauptformen, die gestreckte (= *M. sigmoides*) und die verkürzte (= *M. contortus*), sich morphologisch gut trennen lassen, da sie in sieben von acht Punkten differieren, 2. die verkürzten Formen im weiteren Sinne (Spalte 2—6) unter sich große Ähnlichkeiten aufweisen, und daß sie infolgedessen nur sehr schwer auseinanderzuhalten sind, 3. die Gegensätze zwischen der gestreckten Form *sigmoides* und der Gruppe der verkürzten Formen, wenn man unter diesen nicht ausschließlich *M. contortus* versteht, stark herabgemindert werden.

Noch ungünstiger gestalten sich die Verhältnisse natürlich, wenn man der Gruppe der gestreckten die der verkürzten gegenüberstellt. Auf eine tabellarische Übersicht soll hier verzichtet werden.

Übersicht über die *Metopus*-Arten nach LEVANDER.

	sig- moides	con- tortus	pyri- formis	ba- cillatus	acumi- natus	stria- tus
	1	2	3	4	5	6
Langgestreckt. +	+	—	—	—	—	—
Verkürzt —						
Vorn abgeflacht. +	+	—	—	—	±	±
„ nicht abgeflacht —						
Zone 1 Umgang +	—	+	+	+	±	+
„ weniger als 1 Umgang —						
Peristom steil +	+	—	—	—	—	—
„ schräg —						
Zilienreihen des Vorderendes:	+	—	—	—	±	±
a) Alle dem Peristomrande par- allel +						
b) Z. T. vom Peristomrande ab- geschnitten —						
Ma ellipsoid +	+	—	±	±	±	±
„ kugelig —						
Schwanzzilien vorhanden +	+	—	+	—	+	+
„ fehlen —						
Hinten zugespitzt +	—	—	±	+	+	—
„ nicht zugespitzt —						

± bedeutet unentschieden.

Nach KAHLS Neubearbeitung der Gattung *Metopus* (1927) sind die Schwierigkeiten, eine Trennung der Formen vorzunehmen, noch wesentlich vermehrt worden. Das soll kein Vorwurf sein; es ist dies die notwendige Folge des Bekanntwerdens zahlreicher neuer Formen, und es mag hinzugefügt werden, daß das Auffinden weiterer *Metopus*-formen durch meine eigenen Untersuchungen sich leider in derselben Richtung äußert.

Aus vorstehenden Erörterungen ergibt sich, daß die „gestreckte“ und die „verkürzte Hauptform“ (= *M. sigmoides* bzw. *contortus*) sich auf Grund morphologischer Merkmale nur dann sicher trennen lassen, wenn man sich an gewisse Typen hält, daß aber eine Scheidung nahezu möglich wird, wenn die diesen nahestehenden Formen, seien es nun Varietäten oder Spezies, berücksichtigt werden.

4. Können faunistische Untersuchungen zur Begründung der einen oder der anderen Ansicht herangezogen werden?

LEVANDER (1894, S. 27) führt zugunsten seiner Ansicht auch faunistische Gründe an. Er hat nämlich einestails in einigen Gewässern während eines halben Jahres nur langgestreckte Individuen gefunden. In anderen kamen die gestreckten und die verkürzten Formen „in großer Zahl nebeneinander vor. Nachdem ich über die Unterscheidungsmerkmale der fraglichen Formen ins klare gekommen war, wurden während einer langen Beobachtungszeit keine zweifelhaften Übergangsstufen wahrgenommen“. Diese Gründe werden von LEVANDER allerdings etwas abgeschwächt, wenn er sagt: „Obgleich auch mir bisweilen solche

Individuen (Übergangsformen) vorgekommen sind, . . . muß ich dessen ungeachtet die oben ausgesprochene Ansicht aufrecht erhalten.“

Meine eigenen faunistischen Untersuchungen ergaben folgendes: In der Natur treten die zwei Hauptformen weitaus am häufigsten auf; die Zwischenformen sind nur relativ selten zu finden. In den Tabellen 11 und 12 sind nur zwei *Metopus*-Arten angegeben, nämlich *sigmoides* und *contortus*, jener zu den gestreckten, dieser zu den verkürzten Formen zählend; die übrigen wurden nicht gezählt, weil ich diesen Formen anfänglich ratlos gegenüberstand, und später ließ sich das Versäumte nicht nachholen. Die Frage, ob es überhaupt möglich ist, in der Fülle der Formen bei faunistischen Untersuchungen, die an lebendem Material und mit verhältnismäßig schwachen Vergrößerungen vorgenommen werden, die erwähnten Formen sicher zu erkennen, kann bejaht werden. Ich kann mich hierbei u. a. auf die Ansicht KAHLS (1927, S. 125) berufen.

Es gibt Fundstellen, in denen beide Hauptformen zugleich, oft auch in gleicher Häufigkeit angetroffen werden (Nr. 1, 6, 7, 8, 9, 11, 12, 13, 14, 19, 23, 25, 28, 29, 30 der auf S. 267 aufgestellten Fundortliste); andere beherbergten nur eine von beiden, und zwar Nr. 2, 4, 10, 20, 21 nur die *sigmoides*-Formen, Nr. 3, 5, 26 nur die *contortus*-Formen. Im ganzen sind erstere etwas häufiger; 39mal wurden die gestreckten, 30mal die verkürzten notiert. Die Zwischenformen waren, um es nochmals zu betonen, in allen Fällen viel spärlicher vertreten als die beiden Hauptformen, Gewässer, in denen sie fehlen, noch häufiger als die oben erwähnten, in denen eine der Hauptformen fehlt. Mit einiger Sicherheit waren die Zwischenformen überhaupt nur in den Gewässern Nr. 7, 11, 12, 30 anzutreffen.

An diesen Feststellungen ist, wenn man sich auf den Standpunkt stellt, daß es noch unbewiesen ist, ob die zwei Hauptformen zwei selbständigen Arten angehören oder nicht, zweifellos auffällig, daß in der freien Natur zwei Formen, die den von LEVANDER als *sigmoides* und *contortus*, von STEIN als gestreckte und verkürzte Hauptform bezeichneten vollkommen entsprechen, als faunistische Haupttypen auftreten, denen gegenüber die Zwischenformen stark zurücktreten. Denn wenn es sich bei den Hauptformen um Entwicklungsstadien einer einzigen Spezies handelte, die durch Zwischenformen miteinander verbunden sind, so müßte man erwarten, daß diese ebenso häufig vorkommen wie jene; es sei denn, daß man keinen stetigen, sondern einen schubweise erfolgenden Entwicklungsgang annimmt, bei welchem die Zwischenformen rascher durchheilt werden als die Hauptformen. Dafür liegt natürlich nicht der geringste Anhaltspunkt vor. Die Annahme, daß hier zwei getrennte Arten vorliegen, gewinnt dagegen sehr an Wahrscheinlichkeit.

Was die Fundorte anbetrifft, an denen nur eine von beiden Formen gefunden wurde, so bilden diese Befunde eine gewisse Bestätigung des eben ausgesprochenen Satzes, bringen aber, da nicht von absoluter Geltung, keine Entscheidung; die nicht gefundenen Formen können wegen minimaler Anzahl übersehen worden, in der zwischen den Besuchstagen gelegenen Zeit aufgetreten und wieder verschwunden sein. Selbst wenn sie tatsächlich gefehlt hätten, so wäre dies noch kein Beweis für die Selbständigkeit der anderen Form, da ja außerdem die Möglichkeit besteht, daß örtliche Faktoren das Auftreten der einen Formenreihe hemmen, das der anderen fördern. So kommen wir zu dem Schlusse, daß faunistische Gründe für die Entscheidung der Frage, ob eine Spezies vorliegt oder mehrere, überhaupt nicht ins Feld geführt werden können und zu dem Ergebnis: *Aus faunistischen Beobachtungen ergibt sich weder die Notwendigkeit, die Formenreihe in mehrere Spezies zu zerlegen, noch die, eine einzige Spezies beizubehalten; die Befunde sprechen mehr für den ersten Fall.*

5. Lassen sich die Hauptformen durch Kultivieren in künstlichen Medien isolieren?

Die Entscheidung auf diesem Wege zu suchen, lag von vornherein nahe. Der praktischen Ausführung standen jedoch beträchtliche Schwierigkeiten in der Empfindlichkeit der Tiere entgegen. Kulturen, die erhalten werden, indem aus dem Freien stammende Schlammproben längere Zeit sich selbst überlassen werden, konnten natürlich nicht berücksichtigt werden. Die Verhältnisse in solchen „Stand“-kulturen sind gänzlich unkontrollierbar; meist tritt überdies sehr bald Verödung ein. Aus diesem Grunde sind auch die Angaben von MERMOD (1914, S. 78—80) nicht zu verwerten, welcher beschreibt, daß in den Kulturen erst die gestreckten und dann die verkürzten Formen erscheinen und daraus die oben angeführten Schlüsse zieht.

Nach vielem vergeblichen Bemühen gelang es, in den tiefen Schichten alter Heuinfusionen¹ gestreckte Formen (= *M. sigmoides*) zu züchten und über 15 Monate bei öfterem Umsetzen zu erhalten. Nach dieser Zeit wurde die Kultivierung als gelungen betrachtet und aufgegeben. *Es traten keine anderen Formen als die sogenannte Normalform von M. sigmoides auf; nie ging M. sigmoides in M. contortus oder ähnliche verkürzte Formen über.*

Dem Einwand, daß *M. sigmoides* in vitro sich vielleicht deshalb nicht zur Form *contortus* verkürzt, weil in der Kulturflüssigkeit ungünstige, die natürliche Entfaltung der Tiere hemmende Bedingungen vorherrschten, kann entgegengehalten werden, daß die Tiere sich außerordentlich lange, anscheinend unbegrenzt, züchten ließen, sich also wohl „wohl“ fühlen mußten.

Bemerkenswerterweise gelang es mir nicht, nach gleicher Methode *M. contortus* zu züchten.

Aus den Kulturversuchen kann geschlossen werden, daß die gestreckte Form, M. sigmoides, und die verkürzte, M. contortus, selbständige Spezies sind.

6. Welche Formen konjugieren miteinander? Artbegriff bei Protozoen.

Wenn bisher die Entscheidung darüber, ob die *Metopus*-Formenreihe einer oder mehreren Arten angehört, auf den verschiedensten Wegen gesucht wurde, so ist dabei der Inhalt des Begriffes Art noch gänzlich vernachlässigt worden. Es bedarf aber wohl keines eingehenderen Hinweises darauf, daß mit der Begriffsfassung dieses Ausdruckes unter Umständen die ganze bisherige Beweisführung steht oder fällt. So schwierig es ist, in kurzen Worten über die problemreiche Frage zu sprechen, so soll doch nicht versäumt werden, den Standpunkt zu kennzeichnen, der in vorliegender Arbeit hinsichtlich des Artbegriffes bei Ziliaten eingenommen wurde.

Eine strenge Fassung des Artbegriffes ist bisher in der Protozoenforschung zumeist vernachlässigt worden. In der Regel wird der mehr oder weniger schattenhafte Begriff der Formgleichheit oder -ähnlichkeit für ausreichend gehalten, Arten aufzustellen oder zu verwerfen². CALKINS (1926, S. 38) faßt die Identität der ge-

¹ 22 cm hohe Zylindergläser von 15 cm Durchmesser bis oben mit Heu füllen und mit sterilem Aquarienwasser übergießen; 5 Wochen stehen lassen. Nach mikroskopischer Kontrolle *M. sigmoides* einsetzen.

² Daß es unter diesen Umständen, angesichts der geringen Formkonstanz vieler Protozoen, ein leichtes ist, neue „Arten“ aufzustellen, liegt auf der Hand. Leider ist die neuere Zeit in diesem Punkte keineswegs zurückhaltender als die von vielen für überwunden angesehene Periode der Systematiker, steht ihr sogar oft an Gewissenhaftigkeit in Beschreibung und Zeichnung auffällig nach. Es ist nicht zuviel gesagt, wenn behauptet wird, daß ein jeder, der einen beliebigen

samten Plasmakonstitution als Kriterium für die Art auf: „These facts indicate that the finer or ultimate composition of protoplasm is different in different forms and specific for each species, and justify the view that there are as many kinds of protoplasm as there are species of Protozoa.“ KAHL (1927) negiert den Artbegriff bei Ziliaten, er hält ihn wie den Gattungsbegriff für eine Abstraktion und nur das Individuum für „das einzig Wirkliche“. Er stellt sich damit also auf einen Standpunkt, wie ihn beispielsweise O. HERTWIG (Werden der Organismen, 1922, S. 265) einnimmt. PÉNARD (1922) hält die Art für konkret.

Für den Begriff der Art wird bei den Metazoen im allgemeinen als Kriterium die Erzeugung fortpflanzungsfähiger Nachkommen auf geschlechtlichem Wege aufgestellt. Entsprechend verstehe ich unter einer Art bei Ziliaten die Gesamtheit aller Individuen, die miteinander zu konjugieren vermögen.

Wenn es also gelingt, von einer der „Hauptformen“ von *Metopus* nachzuweisen, daß Angehörige ihres Typus miteinander konjugieren, so kann damit als erwiesen gelten, daß es sich in diesem Falle um eine Art handelt.

Im allgemeinen ist Konjugation „eine seltene Sache bei *Metopus*“ (KAHL 1926, S. 425); außer kurzen Worten und flüchtigen Skizzen war darüber bisher noch nichts bekannt. Um so mehr freute ich mich, als ich eines Tages in einer Probe aus dem Freien Konjugationspaare von der gestreckten Form (*M. sigmoides*) in reichlicher Menge antraf. Kurze Zeit darauf (1927) erschien eine mit vielen Abbildungen versehene Arbeit von NOLAND über die Konjugation von *M. sigmoides*. Wenn ich damit auch um die Erstbeschreibung gekommen bin, so gereicht es mir doch zur großen Freude, die Darstellung NOLANDS bestätigen zu können. Bemerkenswert ist, daß die Konjugations-„epidemie“ wie bei NOLANDS Untersuchungen (Nordamerika) in die gleiche Jahreszeit fällt, in das Frühjahr. Es ist durchaus möglich, daß sich hierin eine Gesetzmäßigkeit äußert. Auch die kurze Dauer der Konjugationsperiode (1 Woche) kann ich bestätigen. Wahrscheinlich findet dann während des Jahres keine Konjugation mehr statt, und die Seltenheit der Beobachtung würde sich dadurch auf einfache Weise erklären.

Die Tiere vereinigen sich am Vorderende zu einem U-förmigen Gebilde. Die beiden Mikronuklei bilden in zwei Teilungsschritten vier Stücke, von denen drei zugrunde gehen, während das vierte durch nochmalige Teilung in jedem Konjugationspartner zwei Pronuklei bildet. Die Pronuklei des einen Partners fließen nun mit einem großen Teile Entoplasma in den Körper des anderen hinüber, in der schrumpfenden Pelliculahülle nur den Makronukleus und etwas Plasma zurücklassend. Von den nunmehr in der einen Zelle vorhandenen vier Pronuklei gehen zwei zugrunde, zwei andere bilden das Synkaryon. Dieses bildet zwei Teilstücke aus, von denen eines zum definitiven *Mi*, das andere zum *Ma* wird. Der alte *Ma* geht zugrunde.

Alle Tiere, die in Konjugation angetroffen wurden, erwiesen sich als absolut identisch mit der normalen „gestreckten Form“ STEINS, nämlich mit dessen Abb. 5—6 auf Taf. XVI (= *M. sigmoides* CL. L.). Niemals sah ich, ebensowenig wie NOLAND, daß Tiere der „verkürzten“ Form irgendeines Typus mit solchen der ersteren konjugierten. Damit ist bewiesen, daß die Behauptung von ROUX, MERMOD und PÉNARD, nach welcher die gestreckten und die verkürzten Formen einer Art angehören, nicht zutrifft. *M. sigmoides* CL. L. stellt eine selbständige Art dar. Die verkürzten Formen gehören mindestens einer Art an; darüber soll im folgenden noch gesprochen werden.

Der Annahme, daß die konjugierenden, gestreckten Formen einem jugend-

Tümpel auf Protozoen untersucht, unter den aufgefundenen Formen solche finden wird, die in diesem oder jenem Punkte von den vorhandenen Zeichnungen abweichen, und die er dann als „neu“ beschreiben kann, wenn ihm daran gelegen ist.

lichen ontogenetischen Entwicklungsstadium angehören, in welchem die Tiere allein konjugieren, während sie in dem späteren, verkürzten Zustand dies nie tun, ist durch die oben mitgeteilten Befunde der Boden entzogen.

b) Die übrigen Formen.

Im folgenden sollen aus der großen Menge der übrigen Formen 1. diejenigen behandelt werden, die als sichere Arten gelten können, 2. einige neue Beobachtungen beschrieben werden, welche die „unsicheren“ Formen betreffen, und 3. sollen diese aufgezählt werden.

1. Als sichere Arten können gelten

a) wegen beobachteter Konjugation:

1. *Metopus vexilliger* PÉNARD Abb. 14 g (= ? *M. mirabilis* KAHL).
2. *M. fuscus* KAHL, Abb. 14 d (= ? *M. ovalis* KAHL, = ? *M. barbatus* KAHL = ? *M. pulcher* KAHL).

b) Wegen charakteristischer morphologischer Besonderheiten:

3. *M. caudatus* PÉNARD, Abb. 14 m (Schwanzstachel) (= ? *M. spinosus* KAHL, = ? *M. propagatus* KAHL).
4. *M. Darwini* KAHL, Abb. 15 d (Schwanzstachel + hochgradige Torsion).
5. *M. contractus* PÉNARD, Abb. 17 (brettartig verflachter, rechtwinklig über das Peristom vorhängender Vorderkörper, sehr weite Zilienstreifen, viereckiger Umriß).
6. *M. laminarius* KAHL, Abb. 14 e (Vorderende ebenso, doch nicht rechtwinklig über das Peristom vorragend, Zilienstreifen normal, Umriß spindelförmig) (= ? *M. latus* KAHL, = ? *M. rostratus* KAHL).
7. *M. contortus* LEVANDER, Abb. 10, 11, 13 (charakteristischer Verlauf des Peristoms: Vorderer Teil etwa 45° zur Längsachse, letztes, „dorsal“ gelegenes Sechstel rechtwinklig zu dieser; ein voller Umgang und mehr).
8. *M. intercedens* KAHL (= ? *M. cydonia* KAHL), Abb. 15 c (extreme Torsion des Vorderendes, so daß das Peristom fast senkrecht zur Längsachse steht. Medusenähnlich).

ad 1. *Metopus vexilliger* habe ich selbst nie gesehen. Die neue Art *M. mirabilis* KAHL ist unsicher gegen diese Form abgegrenzt, wie aus folgender, nach KAHL zusammengestellter Übersicht hervorgeht:

	<i>Metopus vexilliger</i> , Abb. 14 g	<i>Metopus mirabilis</i> , Abb. 14 f
1. Körperform	langoval, hinten etwas verjüngt, breit gerundet, abgeplattet, 80–100 μ	ebenso
2. Rüssel	$\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ körperläng ¹	etwa $\frac{1}{6}$
3. Peristom	gestreckt, $\frac{1}{2}$ körperläng	ebenso, $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$ körperläng
4. Membran	breit, $\frac{1}{1}$ peristomläng	ebenso, $\frac{1}{2}$ p.
5. Makronukleus	nierenförmig ²	länglich-hufeisenförmig
6. Streifung	eng	ebenso
7. Zilien	lang, weich, dicht	lang, weniger dicht
8. Schwanzzilien	z. T. lang	sehr lang ($> \frac{1}{2}$ Körper)
9. Farbe	gelblich	hyalin

¹ Nach PÉNARD etwa $\frac{1}{6}$.

² Nach PÉNARD kugelig bis ellipsoid.

ad 2. *Metopus fuscus* wurde ebenfalls in der hiesigen Gegend nicht aufgefunden. Die als eventuell synonym bezeichneten Arten KAHLs sind nicht scharf gegen diese Form abgrenzbar:

	<i>Metopus fuscus</i> (Abb. 14 d)	<i>Metopus barbatus</i> (Abb. 14 b)	<i>Metopus ovalis</i> (Abb. 14 a)	<i>Metopus pulcher</i> (Abb. 14 c)
1. Körperform . . .	langoval, flach (3:2), 180—250 μ	ebenso, 40—50 μ ¹	ebenso, 100—150 μ	ebenso, 80 μ
2. Peristom . . .	tordiert, $\frac{1}{2}$ körperlang	ebenso	ebenso	ebenso, $\frac{4}{5}$ körperlang
3. Membran . . .	$\frac{1}{4}$ körperlang, $\frac{1}{2}$ peristom- breit	ebenso	—	$\frac{1}{4}$ körperlang, $\frac{1}{1}$ peristom- breit
4. Wimperzone . .	normal	auffall. lang, kräftig, dicht	kräftig	sehr dicht, lang
5. „Schlund“ . . .	gerade	wenig nach rechts gekrümmt	—	nach rechts geknickt
6. Makronukleus .	lang ellipsoid	ellipsoid	kurz bis lang ellipsoid	kugelig
7. Streifung	dicht	weit	mittel	weit
8. Zilien	fein, dicht	spärlich, lang	normal	normal, „weich“
9. Schwanzzilien .	kaum länger	ebenso	ebenso	länger
10. Farbe	dunkelbraun	farblos	braunviolett	violett
11. Kopfplatte . .	wenig vorragend	ebenso	ebenso	ebenso
12. Hinterende . .	rund	ebenso	ebenso	„unmerklich“ zugespitzt

(Nach KAHL zusammengestellt.)

ad 3. *Metopus caudatus* (Abb. 14 m) ist nur von PÉNARD in wenigen Exemplaren gesehen worden. Die angedeutete Identifizierung mit *M. spinosus* KAHL und *M. propagatus* ist deshalb fraglich. Unter sich sind die KAHLschen Formen mit Schwanzanhang (*M. propagatus*, *spinosus*, *bacillatus* var. *caudatus*, *bacillatus* var. *dentatus* und *bacillatus* var. *striatus*, Abb. 14 n—r) zum Teil sehr ähnlich. Nur *M. bacillatus* var. *caudatus* (stark gewundenes Peristom) und *bacillatus* var. *dentatus* (kurz, gedrungen, fast kugelig) heben sich besser heraus (Tab. S. 219).

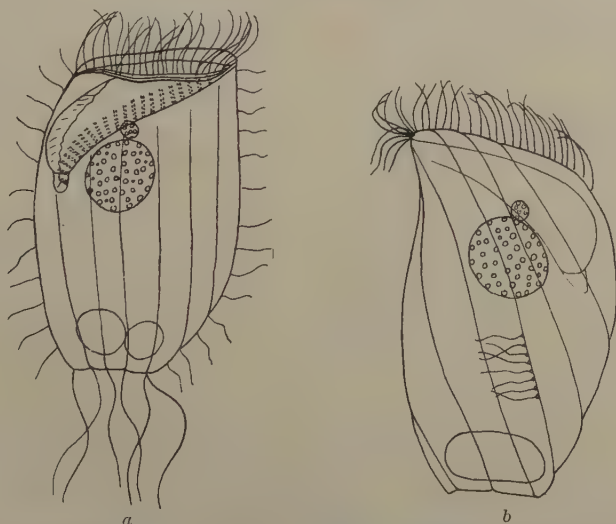
ad 4. *Metopus Darwini* (Abb. 15 d) habe ich nicht gesehen.

ad 5. *Metopus contractus* (Abb. 17) ist eine gut charakterisierte, morphologisch isoliert stehende Form. Der Körper ist dorso-ventral zusammengedrückt, in der Ventral- und Dorsalansicht oval, mit quer abgestutztem Hinter- und quer oder schräg abgestutztem Vorderende. Dieses ist plattenartig dünn und steht rechtwinklig über den vorderen Teil des Peristoms vor; der hintere Teil bleibt

¹ Nach eigenen Beobachtungen 150 μ .

	<i>propagatus</i> (Abb. 14 n)	<i>spinosus</i> (Abb. 14 o)	<i>bac. var. caud.</i> (Abb. 14 p)	<i>bac. var. striat.</i> (Abb. 14 r)	<i>bac. var. dent.</i> (Abb. 14 q)
1. Körperform. . .	lang oval, kaum abgeflacht	ebenso, abgeflacht	kurz oval	ebenso	ebenso, fast kugelig
2. Peristom . . .	mäßig tordiert $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$ körperlang	ebenso, $\frac{1}{2}$	stark tordiert $\frac{1}{1}$?	mäßig tordiert, $\frac{1}{1}$	ebenso
3. Membran. . .	$\frac{1}{4}$ peristomlang, $\frac{1}{2}$ breit	ebenso	—	$\frac{1}{4}$ lang, $\frac{1}{2}$ breit	—
4. Wimperzone . .	lang, dicht ¹	normal	ebenso	ebenso	ebenso
5. „Schlund“ . . .	gerade	ebenso	ebenso	ebenso	ebenso
6. Makronukleus. .	kurz bis lang ellipsoid	kugelig bis ellipsoid	kugelig	ellipsoid bis kugelig	kugelig
7. Streifung . . .	eng, z. T. nicht eng	weit	ebenso	ebenso	ebenso
8. Zilien	dicht, z. T. normal	locker	ebenso	ebenso	ebenso
9. Schwanzzilien . .	vorhanden	ebenso, z. T. fehlend	vorhanden	vorhanden	vorhanden
10. Farbe	braun	hyalin	—	—	fast farblos
11. Kopfplatte. . .	flach, vorragend	ebenso	dick, vorragend	fast halbkugelig vorragend	halbkugelig vorragend
12. Schwanzstachel.	nicht spitz	spitz, z. T. mit Nebenst.	ebenso	nicht spitz	spitz

(Nach KAHL zusammengestellt.)

Abb. 17. *Metopus contractus*, a Ventral-, b Dorsalseite; 1 Längsreihe angedeutet, Schwanzzilien weggelassen. Imm. $\frac{1}{16}$. K.-Ok. Vergr. = 1240 · $\frac{1}{2}$.¹ In KAHL'S Abbildung normal.

frei. Es kommen jedoch auch Formen vor, bei denen das ganze Peristom überdeckt ist, wie solche auch PÉNARD und KAHL zeichnen. Das Peristom ist breit ($10\ \mu$), trägt 20—24 zweizeilige Membranellen und eine $\frac{1}{2}$ peristomlange ($24\ \mu$), $\frac{1}{2}$ peristombreite Membran, die in die kurze ($4\ \mu$) Mundgrube eintritt. Die Zilien sind lang ($8\text{--}10\ \mu$), spärlich; sie inserieren in sechs ventralen und sechs dorsalen, weit ($6\text{--}8\ \mu$) auseinanderstehenden Furchen auf runden Basalkörperchen. Am Hinterende stehen vier bis sechs $\frac{1}{2}$ körperlange Schwanzzilien ($36\text{--}40\ \mu$). Der Makronukleus ($15\ \mu$) ist kugelig, in oder vor der Körpermitte gelegen; der Mikronukleus ($4\ \mu$) liegt dicht vor dem *Ma.* Größe des Tieres $70\text{--}90\ \mu \times 45\ \mu$.

ad 6. *Metopus laminarius* habe ich mehrfach beobachtet (Abb. 14 e, h). Die Tiere entsprachen den Angaben KAHLs (S. 134). KAHLs *M. latus* und *M. rostratus* sind von dieser Form schwer zu trennen:

	<i>laminarius</i> (Abb. 14 e, h)	<i>latus</i> (Abb. 14 k)	<i>rostratus</i> (Abb. 14 i)
1. Körperform . . .	spindelförmig, z. T. zylindrisch, Hinterende bisweilen schwach abgestutzt	spindelförmig, Hinterende bisweilen schwach abgestutzt	ebenso
2. Peristom . . .	gestreckt, $\frac{1}{3}\text{--}\frac{1}{2}$ körperlang	ebenso	ebenso
3. Membran . . .	$\frac{1}{2}$ peristomlang, $\frac{1}{2}$ peristombreit	$\frac{1}{5}$? lang, $\frac{1}{2}$ breit	$\frac{1}{2}$ lang, $\frac{1}{2}$ breit
4. Membranellen .	hoch	ebenso	—
5. Wimperzone . .	kräftig	ebenso	ebenso, z. T. sehr lang
6. Makronukleus .	wurstförmig	nierenförmig, z. T. ellipsoid	ellipsoid
7. Streifung . . .	weit	ebenso	ebenso
8. Zilien	normal ¹	ebenso	ebenso
9. Schwanzzilien .	vorhanden, z. T. nicht	vorhanden	nicht vorhanden
10. Farbe	gelblich	hyalin	ebenso
11. Kopfplatte . .	S-förmig gewunden oder einfach überhängend, spitz ausgezogen, z. T. nicht	nicht spitz ausgezogen nicht S-förmig	spitz ausgezogen, nie S-förmig

(Nach KAHL zusammengestellt.)

ad 7. *Metopus contortus* ist bereits beschrieben worden (S. 204).

ad 8. *Metopus intercedens* (Abb. 15 c) habe ich nicht gesehen. Von *M. cydonia* unterscheidet er sich nach KAHLs Zeichnung nur wenig durch das spitzere Hinterende, dichtere Stellung der Zilien, dichtere Stellung der Zilienreihen am Hinterende.

¹ Von KAHL ohne ersichtlichen Grund als dicht und kurz bezeichnet.

2. Neue Beobachtungen an Formen, deren Stellung und gegenseitige Abgrenzung noch unsicher ist.

1. *Metopus mucicola* KAHL?

(Abb. 18a.)

Diese kleine ($65 \times 25 \mu$), zierliche Form fand ich ziemlich häufig in Gewässer Nr. 7 und Nr. 11 (Liste auf S. 267). Der fast ellipsoide, nur rechts etwas weniger gewölbte Körper hat fast gar nichts *Metopus*-Artiges an sich. Das Vorderende ist nur ganz wenig gedreht und stellt eine flache (3μ), kaum über das Peristom vorragende Platte dar. Die Wimperreihen (4) sind gut ausgebildet und tragen 17μ lange Zilien. Die Körperzilien (6μ) stehen dicht ($2,5 \mu$) in etwa 10 schwach

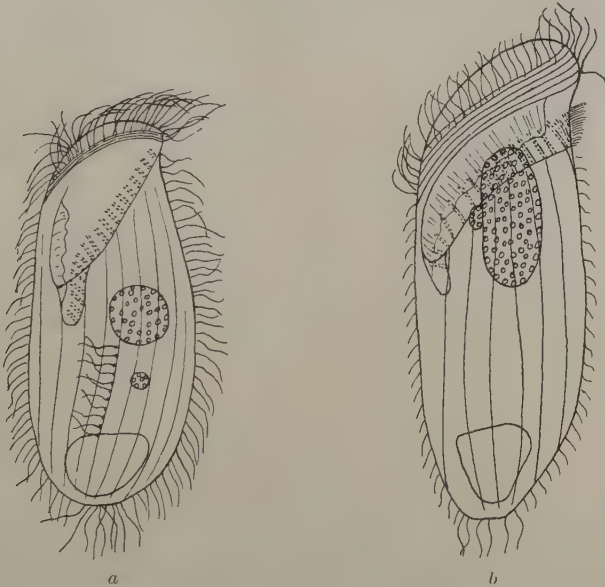


Abb. 18. a *Metopus mucicola*. Imm. $\frac{1}{16}$, K.-Ok. 4. Vergr. = $1240 \cdot \frac{2}{3}$. b *M. bothrostoma*. Imm. $\frac{1}{16}$, Ok. 2. Vergr. = $820 \cdot \frac{2}{3}$.

S-förmig gewundenen, $3-4 \mu$ voneinander entfernten Ventral- und ebenso vielen Dorsalreihen. Am Hinterende steht ein Schopf von etwa 10 Schwanzzilien (10μ). Das Peristom ist weit geöffnet (10μ), es trägt an seinem linken Rande 19—20 zweizeilige Membranellen, links eine schmale ($2,5 \times 17,5 \mu$), $\frac{1}{2}$ peristomlange Membran; die Membran und die Membranellenreihe setzen sich in die sackförmige, 6μ tiefe Mundgrube fort. Makronukleus kugelig (10μ), in der Körpermitte gelegen, Mikronukleus ebenfalls kugelig ($2,5 \mu$), hinter dem Ma. Vakuole terminal.

Über die Zugehörigkeit zu *M. mucicola* KAHL blieb ich mir deshalb im Zweifel, weil KAHL 1. seine Form als „hinten meist schwach zugespitzt“ bezeichnet, 2. die charakteristische Abflachung der rechten Körperseite (wenigstens in einer Abbildung) nicht zeichnet, 3. keine Schwanzzilien und keine undulierende Membran findet, 4. von nur fünf Membranellen spricht, 5. einen ellipsoiden Ma und 6. den Peristomrand als „hyaline, dünne Schaufel“ beschreibt.

Das Tier baut sich in Detrituswinkeln ein zierliches, hyalines, aber mit Schmutzpartikeln verklebendes Tektingehäuse.

2. *Metopus bothrostoma* (MERMOD).

(Abb. 18 b.)

An denselben Fundstellen, an denen die vorige Form gefunden wurde, trat auch, besonders im zeitigen Frühjahr, die folgende auf. Sie ist mittelgroß ($120 \times 40 \mu$), lang ellipsoid und drehrund. Das Vorderende ist zu einer dicken (15μ) Platte entwickelt und mäßig tordiert, so daß das Peristom in einem Winkel von 45° zur Längsachse steht. Das wohlentwickelte Peristom trägt 18–20 zweizeilige, 5μ hohe Membranellen und links eine $\frac{3}{4}$ peristomlange (50μ), $\frac{1}{2}$ peristombreite (15μ) Membran, die vorn plötzlich abbricht. An das offene Peristomfeld schließt sich eine verdeckte, nach links hin geknickte Mundgrube an (8μ). Die Wimperzone ist sehr breit (6 Reihen), trägt aber nur mäßig lange ($12,5 \mu$) Zilien. Die kurzen (5μ), dichtstehenden (5μ) Körperzilien sind auf etwa 14 Längsreihen verteilt. Am Hinterende stehen sechs Schwanzzilien (9μ). Makronukleus ellipsoid ($35 \times 15 \mu$), vor der Körpermitte, mit rechts anliegendem *Mi* (5μ). Vakuole terminal. Farbe schwach gelblich.

Diese Form weicht von der KAHLschen Art *M. bothrostoma* in folgenden Punkten ab: 1. Sie ist nicht abgeplattet, 2. die Membranellen sind nicht „auffallend hoch“, 3. die Membran ist nicht doppelt peristombreit, 4. die Schwanzzilien sind kürzer als die von KAHL gezeichneten, 5. das Peristom steht nicht in der Längsachse, ist vielmehr stärker tordiert.

Der letzte Punkt scheint mir schwerer zu wiegen, doch hat auch MERMOD (1914) tordierte Formen gesehen: „Certaines formes de *Blepharisma*¹ *bothrostoma* présentent parfois un degré de torsion assez prononcé“ (S. 76). Diese Tatsache hat mich bewogen, die von mir beobachtete Form als *bothrostoma* anzusehen. Sie zeigt ferner eine gewisse Ähnlichkeit mit *M. barbatus* KAHL (Abb. 14 b), abgesehen von den langen Zilien der Wimperzone.

3. *Metopus sigmoides* CLAP. LACHM.

(Abb. 19 a, b.)

Unter diesem Namen möchte ich zwei Formen beschreiben, die mir in waldumschlossenen Faulschlammtümpeln (Pausnitz, siehe S. 267) häufig begegneten. Die erste (Abb. 19 a), 160μ lang, ist von langgestreckter, schlanker, ganz schwach S-förmig gewundener Körperform, drehrund. Während die linke Seite kräftig ausgebaucht ist, zeigt die rechte in der Mitte eine flache Einbuchtung. Das mäßig tordierte Vorderende ist zu einer dicken, über das Peristom und über die linke Seite nur ganz wenig vorstehenden Platte umgebildet. Die Wimperzone, aus drei Reihen bestehend, trägt 12μ lange Zilien. Das schmale (7μ) Peristom ist mit 24 zweizeiligen, niedrigen Membranellen und im hinteren Viertel mit einer $\frac{1}{2}$ peristombreiten Membran besetzt. Auf eine ventrale Zilienreihe kommt eine Membranelle. Das Peristom vollführt $\frac{3}{5}$ Umgang. Die kurzen (6μ), dicht stehenden ($1,5 \mu$) Körperzilien bilden etwa 30 Reihen. Schwanzzilien sind vorhanden, aber kurz ($7,5 \mu$). Makronukleus nierenförmig, in der Einbuchtung anliegend der Mikronukleus. Vakuole terminal.

Von dem gewöhnlichen *Metopus sigmoides* (Abb. 9) unterscheidet sich das Tier 1. durch das stärker tordierte Peristom, 2. durch die schwächere Entwicklung der wenig vorstehenden Kopfplatte, 3. durch den nierenförmigen Kern.

KAHL zeichnet einige Varietäten von *M. sigmoides*; zu keiner von diesen steht es in näherer Beziehung. Die Variationsbreite von *M. sigmoides* bedarf überhaupt noch näheren Studiums.

¹ MERMOD stellt das Tier zu *Blepharisma*.

Die zweite Form (Abb. 19 b) ist plump, $150\ \mu$ lang, $60\ \mu$ breit, hinten schwach zugespitzt, im ganzen lang eiförmig, etwas abgeplattet. Bei dieser Form ist die rechte Seite stärker ausgebuchtet als die linke. Das stark tordierte, als runde Kuppe ausgebildete, über das Peristom und vor allem über die linke Körperseite weit vorragende Vorderende trägt am Rande die aus sieben Reihen bestehende Wimperzone (Zilien $12,5\ \mu$). Drei dieser Reihen, die beiden äußeren und die mittlere setzen sich in ventrale Zilienreihen fort. Das Peristom ist nur mäßig tordiert und mit 25—30 Membranellen besetzt, im letzten Viertel außerdem mit

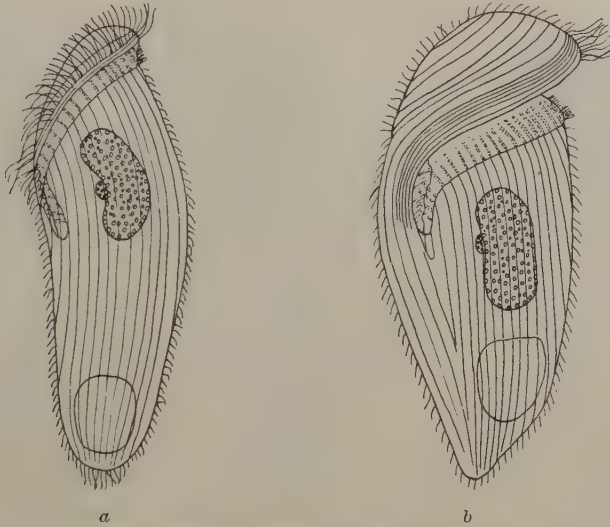


Abb. 19 a u. b: *Metopus sigmoides*, atypische Formen. Imm. $\frac{1}{16}$, ZEISS DD, K.-Ok. 8.
Vergr. = $600 \cdot \frac{1}{2}$ Ok. 2. Vergr. = $820 \cdot \frac{1}{2}$.

einer $\frac{1}{2}$ peristombreiten Membran ($5 \times 30\ \mu$). Die anschließende Mundgrube ist eng ($2,5 \times 7,5\ \mu$). Körperzilien kurz ($5\ \mu$), dicht stehend ($3\ \mu$), in etwa 46 engen ($3\ \mu$) Reihen, von denen zwei auf der Ventralseite konvergieren. Schwanzzilien sind nicht entwickelt. Makronukleus ($40 \times 15\ \mu$) schwach nierenförmig, Mikronukleus ($6\ \mu$) anliegend. Vakuole asymmetrisch, links gelegen, subterminal.

Von *M. sigmoides* var. *pinguis* KAHL unterscheidet sie sich 1. durch das stärker versenkte Peristomfeld, 2. durch die etwas engere Streifung (3 gegen $4\ \mu$).

4. *Metopus setosus* KAHL.

(Abb. 20.)

Zu einer der von KAHL unter diesem Namen beschriebenen Formen gehört vielleicht auch das in Abb. 20 abgebildete Tier, das im Frühjahr spärlich in Gewässer Nr. 7 und 11 (Liste auf S. 237) auftritt. Es ist langoval, drehrund, $100 \times 36\ \mu$ groß. Das Vorderende ist mäßig tordiert, als dicke ($10\ \mu$), über die linke Körperseite und über das Peristom kaum vorragende Platte entwickelt. Das Peristom ist mit 22—24 Membranellen besetzt und hinten in scharfem Bogen nach links gekrümmt; an dieser Stelle verschwindet es in einer Mulde der Körperoberfläche und in der Mundgrube. Die undulierende Membran ist sehr klein ($0,5 \times 10\ \mu$). Die aus vier Reihen zusammengesetzte Wimperzone ist mit $15\ \mu$ langen Zilien besetzt. Die kurzen ($5\ \mu$) Körperzilien stehen dicht ($2\ \mu$), in etwa

20 Längsreihen. Ein Schopf 16 μ langer Schwanzzilien schleppt beim Schwimmen nach. Makronukleus bohnenförmig ($35 \times 15 \mu$), Mikronukleus rechts anliegend (5μ). Vakuole terminal.

Von *M. setosus* KAHL unterscheidet sich das Tier 1. durch die kürzeren Schwanzzilien, 2. durch das eingebogene Peristomfeld, 3. durch die wenig vorstehende Kopplatte

Die Tiere bauen Tektingehäuse.

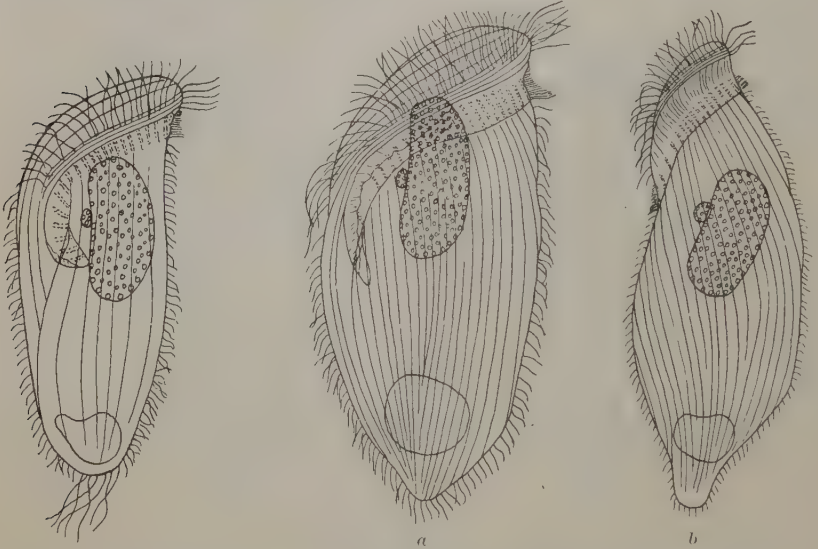


Abb. 20. *M. setosus*. Imm. $\frac{1}{16}$, Ok. 2. Vergr. = $820 \cdot \frac{2}{3}$.

Abb. 21. a *Metopus barbatus*. Imm. $\frac{1}{16}$, Ok. 2. Vergr. = $820 \cdot \frac{1}{2}$.
b *M. propagatus*. Imm. $\frac{1}{16}$, Ok. 2. Vergr. = $820 \cdot \frac{1}{2}$.

5. *Metopus barbatus* KAHL.

(Abb. 21 a.)

Das ellipsoide, wenig abgeplattete, hinten etwas zugespitzte Tier (150μ) fand sich häufig in waldumschlossenen Faulschlammtümpeln. Das mäßig toridierte Vorderende bildet eine flache (20μ), wenig vorragende Kuppe, an deren Rande fünf mit langen (25μ) Zilien besetzte Wimperreihen entlang ziehen, die sich in Körperzilienreihen fortsetzen. Das $12,5 \mu$ breite Peristom ist mit 24—25 zweizeiligen Membranellen besetzt; die undulierende Membran ist $> \frac{1}{2}$ peristomlang, $\frac{1}{2}$ peristombreit ($75 \times 5 \mu$), sie setzt sich in die verdeckte Mundgrube (8μ) hinein fort. Die $7,5 \mu$ langen Zilien stehen dicht (3μ) in etwa 50 engen ($3-4 \mu$) Längsreihen. Schwanzzilien fehlen. Makronukleus bohnenförmig ($50 \times 20 \mu$), Mikronukleus rechts anliegend (6μ). Vakuole terminal. Farbe braun.

Von *M. barbatus* KAHL unterscheidet sich das Tier 1. durch die engeren Zilienreihen, 2. durch die dichtere Stellung der Körperzilien.

6. *Metopus propagatus* KAHL.

(Abb. 21 b.)

Das in der erwähnten Abbildung etwas von links her gesehene Tier hat eine Länge von 160μ . Die Gestalt ist (ventral gesehen) ellipsoid, in der abgebildeten

Lage aber S-förmig gebogen. Am Hinterende befindet sich ein kurzer, stumpfer Schwanzfortsatz. Das Vorderende, zu einer dicken (6μ), wenig vorragenden Platte entwickelt, ist stark tordiert und von einer fünfreihtigen Wimperzone umzogen (Zilien 12μ lang). Das Peristom, eine flache Rinne, ist in seiner hinteren Hälfte mit etwa 30 Membranellen besetzt, die vordere Hälfte zeigt eine feine Parallelstreifung in der Richtung der Körperstreifen und der Membranellen, doch enger als diese. Die kurzen ($4-5\mu$), dicht stehenden (3μ) Körperzilien sind in zahlreichen (schätzungsweise 50) zum Teil S-förmig gebogenen Längsreihen angeordnet. Besondere Schwanzzilien fehlen. Makronukleus ellipsoid bis bohnenförmig ($40 \times 18\mu$), Mikronukleus anliegend ($7,5\mu$). Vakuole vor dem Schwanzanhang.

Diese Form entspricht ziemlich genau KAHL'S *M. propagatus* (Abb. 14n). Sie unterscheidet sich von diesem 1. durch den kürzeren Schwanzanhang, 2. durch das Fehlen der Schwanzzilien, 3. durch das weniger vorragende Vorderende.

7. *Metopus caducus* KAHL. (Abb. 22.)

Dieses interessante Tier, das in der hiesigen Gegend nicht so häufig ist wie in der Umgebung von Hamburg (KAHL), ist in Abb. 22 nach einem

durch Rollen in verschiedene Stellung gebrachten Exemplar gezeichnet. Da es stark abgeplattet ist, erscheint es je nach der Lage in der verschiedensten Körpergestalt, und man kann sich leicht vorstellen, wie nahe bei einer so gestalteten Form die Gefahr liegt, daß verschiedene Spezies beschrieben werden, obwohl nur eine vorliegt. In Seitenansicht (c, d, e) erscheint das Tier birnförmig bis medusenähnlich, in Dorsal- (b) und Ventralansicht (a) etwa eiförmig. Das stark tordierte Vorderende bildet eine halbkugelige, schief aufsitzende Kuppe; sie steht ventral (a) und rechts (c) nicht, bzw. wenig vor, hängt aber weiter hinten, d. h. dorsal (e) weit über das hier in einer Hohlkehle liegende Peristom über. Die linke Körperseite (d) ist glatt, weil hier das Peristom bereits in eine verschlossene Mundgrube ver-

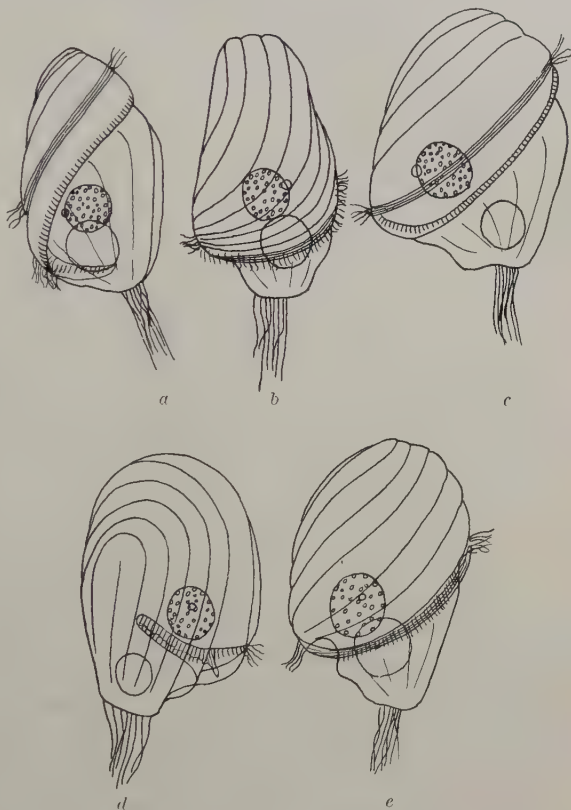


Abb. 22. *Metopus caducus*. a ventral, b dorsal, c rechts, d links, e halb rechts. ZEISS DD, K.-Ok. 6. Vergr. = $475 \cdot \frac{2}{3}$.

senkt ist. Der hintere Körperteil bildet einen stumpfen, mehrgipfeligen Kegel. Das lange Peristom beginnt und endet auf der linken Körperseite; es liegt je nach der Ausbildung des Vorderendes frei (*a*) oder unter dessen Überhang verborgen (*e*). Die aus vier Reihen bestehende Wimperzone (Zilien $10\ \mu$) liegt dorsal (*b*) am Rande des Überhanges, ventral (*a*), wo ein solcher nicht ausgebildet ist, auf der freien Körperoberfläche, $6\ \mu$ von den adoralen Membranellen entfernt. Der Zwischenraum entspricht der dorsalen Einsenkungszone (Peristomrinne).

Die spärlichen, $4\ \mu$ langen Zilien stehen in weiten ($12\ \mu$) Längsreihen, die auf der Kuppe stark tordiert sind und links (*d*) in scharfen Bögen nach dem Hinterende hin ziehen. Die Reihen des kegelförmigen Hinterendes sind ventral, dorsal und rechts (*a*, *b*, *c*) nur schwach ausgebildet, so daß sie nicht genau verfolgt werden konnten. Am Hinterende steht ein Schopf von acht langen ($30\ \mu$) Schwanzzilien. Makronukleus kugelig ($22\ \mu$), Mikronukleus anliegend. Vakuole subterminal. Farbe gelblich.

Von KAHL'S *M. caducus* unterscheidet sich die Form 1. durch die geringere Größe (Länge $104\ \mu$), 2. durch die in allen Lagen etwas plumpere Gestalt.

Die Tiere sind oft von Purpurbakterien so erfüllt, daß ihre Farbe in ein Braunviolett übergeht. Sie scheiden bisweilen Tektinhüllen ab.

3. Unsichere Arten des Genus *Metopus*.

Als zur Zeit noch nicht genügend erforschte Formen müssen gelten: *M. extensus*, *bothrostoma*, *mirabilis*, *mucicola*, *palaeformis*, *rostratus*, *ridiculus*, *latus*, *angustus*, *tenuis*, *ovalis*, *pulcher*, *setosus*, *curvatus*, *convexus*, *gibbus*, *barbatus*, *spinosus*, *fastigatus*, *galeatus*, *violaceus*, *caducus*, *cydonia*, sämtlich von KAHL (1927), sowie *pyriformis* und *baeillatus* LEVANDER, dieser mit (nach KAHL) neun Varietäten.

Diese Formen lassen sich gegeneinander und gegen die oben angeführten sicheren Arten nicht scharf abgrenzen.

6. *Caenomorpha* PERTY 1852.

(Abb. 23—38.)

Beschreibungen und Abbildungen befinden sich bei: PERTY 1852, Taf. III, Abb. 4; STEIN 1860, S. 48, 1867, S. 164, 330 ff. (= *Gyrocorys oxyura*); EBERHARD 1858, Taf. II, Abb. 21 (= *Caenomorpha medusala*), 1862 S. 20 Taf. I, Abb. 10 (= *Strombidium polymorphum*); TATEM 1868, Taf. VI; GRUBER 1879, S. 549—552, Taf. X, Abb. 29, 30 (*Calcaria contorta*); GOURRET und ROESER 1886, Taf. XXXI, Abb. 34; BÜTSCHLI 1879, S. 185; ENTZ 1880, S. 268; BLOCHMANN 1894, S. 89, 1895, S. 107; Taf. VI, Abb. 210; LEVANDER 1894, S. 42—55, Taf. II, Abb. 15 bis 23; ROUX 1901, S. 88, Taf. V, Abb. 11; MERMOD 1914, S. 78—82, Taf. III, Abb. 19 bis 25; KAHL 1927, S. 169—183, Abb. 24—33.

Unter dem Namen *Gyrocorys oxyura* beschrieb STEIN (1860, 1867) ein „merkwürdiges, ganz einzig in seiner Art dastehendes“ Infusor mit „schwer zu beschreibender Gestalt“, ohne es abzubilden. Seine Beschreibung ist immerhin so genau und anschaulich, daß aus ihr das gemeinte Tier sicher zu erkennen ist. Es ist die bereits von PERTY (1852) beschriebene und (ungenau) abgebildete *Caenomorpha medusala*, von der EBERHARD leidliche Abbildungen gibt, 1858 richtig benannt. „wahrscheinlich der infusorielle Jugend- oder Larvenzustand eines anderen Tierchens“, 1862 unter der Bezeichnung *Strombidium polymorphum*, „das Wickeltierchen“, mit *Metopus*-Formen zusammen. Schwer zu beschreiben war die Gestalt für die älteren Autoren vor allem deshalb, weil sie sie noch nicht richtig erkannt hatten. Eine wesentliche Besserung der Kenntnisse brachten erst die Untersuchungen LEVANDERS (1894), während die Abbildungen von ROUX und MERMOD (1901 bzw. 1914) als Rückschritte gewertet werden müssen. Seit dem

Jahre 1923 mit dem Studium dieser und anderer Formen beschäftigt, wurde meine Veröffentlichung durch KAHL (1927) überholt, der die Gattung ausführlich beschreibt; ich hoffe, seine Angaben in verschiedenen Punkten ergänzen und erweitern zu können.

Die Angehörigen der Gattung *Caenomorpha* sind alle nach einem sehr einheitlichen Grundplane gebaut. STEIN vergleicht die *Gestalt der Tiere* mit einer Glocke, aus der ein Klöppel hervorschaut. Ebenso treffend ist der im Speziesnamen der Urform ausgedrückte Vergleich mit einer Meduse. Der Exumbrella entspricht dann der breit gewölbte, oft halbkugelige Vorderkörper der Tiere, der velumartig über den einem Manubrium vergleichbaren Hinterteil des Körpers überhängt. Das Hinterende ist in einen oder mehrere Stacheln ausgezogen. Die „schwer zu beschreibenden“ Komplikationen im Körperbau treten nun dadurch ein, daß der überhängende, mit einem Kranz langer Zilien besetzte Rand des Vorderkörpers schraubig nach hinten auf den „Stiel“ ausgezogen ist, und daß am Beginn der erwähnten Wimperzone eine oder mehrere meridional oder ebenfalls schraubig verlaufende Mulden die einheitliche Rundung der „Glocke“ stören.

Auf der Fläche des glockenförmigen Vorderkörpers stehen eine oder zwei Reihen sehr langer, geißelartiger *Zilien* (von LEVANDER als *Zirren* bezeichnet). Ein kleineres Zilienfeld von mehreren kurzen Reihen liegt am Grunde des Schwanzstachels. Im übrigen ist der Körper vollkommen zilienfrei.

Unter dem nach hinten schraubig verlängerten, velumartigen Saume verläuft die lange *Membranellenzone*, die in einer verdeckten, sehr tiefen, nach vorn gewendeten Mundgrube endet, im letzten Teile wohl stets von einer undulierenden Membran begleitet.

Fast alle *Caenomorpha*-Arten sind in beträchtlichem Maße *variabel*; insbesondere wechselt Länge und Ausgestaltung des Schwanzstachels. Gewisse Gestaltsveränderungen erfolgen verhältnismäßig rasch unter den Augen des Beobachters, ohne Zweifel unter dem Einfluß der im Präparate herrschenden anormalen Bedingungen, und sind nur unberechtigtweise von manchen Autoren (MERMOD) als in den normalen Lebensablauf der Zelle gehörig aufgefaßt worden. Mit einigen der verkürzten *Metopus*-Formen, z. B. *M. intercedens* (Abb. 15 c), verbindet die *Caenomorphen* eine auffallende Ähnlichkeit der Gestalt, und es hat nicht an Versuchen gefehlt, aus diesem Grunde und wegen der allgemeinen Variabilität der beiden Gattungen eine von beiden zu unterdrücken, indem man die Vertreter der Gattung *Caenomorpha* als *späte Entwicklungsstadien von Metopus* auffaßte und sich etwa folgende Reihe vorstellte: *Metopus sigmoides* → *M. contortus* → *Caenomorpha*. Es sei in diesem Zusammenhange an die in der Einleitung zu diesem Kapitel angegebene Darstellung EBERHARDS erinnert. ROUX (1901, S. 89) steht dieser Frage reserviert, aber immerhin so unentschieden gegenüber, daß er die Möglichkeit der Weiterentwicklung tordierter *Metopus*- in *Caenomorpha*-Formen im Laufe des individuellen Lebens wohlwollend diskutiert. Sein Landsmann MERMOD (1914) tritt, wie wir oben (S. 203, 212) gesehen haben, energisch, aber ohne zwingende Gründe für die zyklische Zusammengehörigkeit der beiden Formenreihen ein und faßt *Caenomorpha* als eine Form auf, „qui tend à devenir une espèce propre, sans pouvoir encore reproduire par conjugaison ou division des individus semblables“¹ (S. 82). Wir werden sehen, daß beides nicht zutrifft.

Auf eine eingehende Beweisführung, daß es sich bei den im folgenden zu behandelnden Arten der Gattung *Caenomorpha* wirklich um selbständige Arten, nicht um Entwicklungsstadien von *Metopus sigmoides* bzw. *contortus* handelt, kann hier um so eher verzichtet werden, als oben in längeren Ausführungen schon der Beweis erbracht worden ist, daß die erwähnten Arten der Gattung *Metopus*

¹ Im Original nicht kursiv.

puss selbständig sind. Damit entfällt die Möglichkeit, die Caenomorphen mit ihnen, so wie es MERMOD tut, in Verbindung zu bringen. Wenn noch vorausgenommen werden mag, daß ich gerade bei der *Caenomorpha*, die MERMOD im Auge hat (*medusala*), die Prozesse der Zweiteilung und der Konjugation zu beobachten Gelegenheit hatte, Prozesse, die bisher so gut wie unbekannt waren, so kann man wohl die Frage, wie KAHL sich (ohne Beweise) ausdrückt, „endgültig abtun“.

a) *Caenomorpha uniserialis* LEVANDER 1894.

(Abb. 23—25.)

In vielen Faulschlammtümpeln der Umgebung von Leipzig ist diese Art die häufigste; mit der nächsten, *medusala*, teilt sie eine Reihe weiterer Wohnstätten

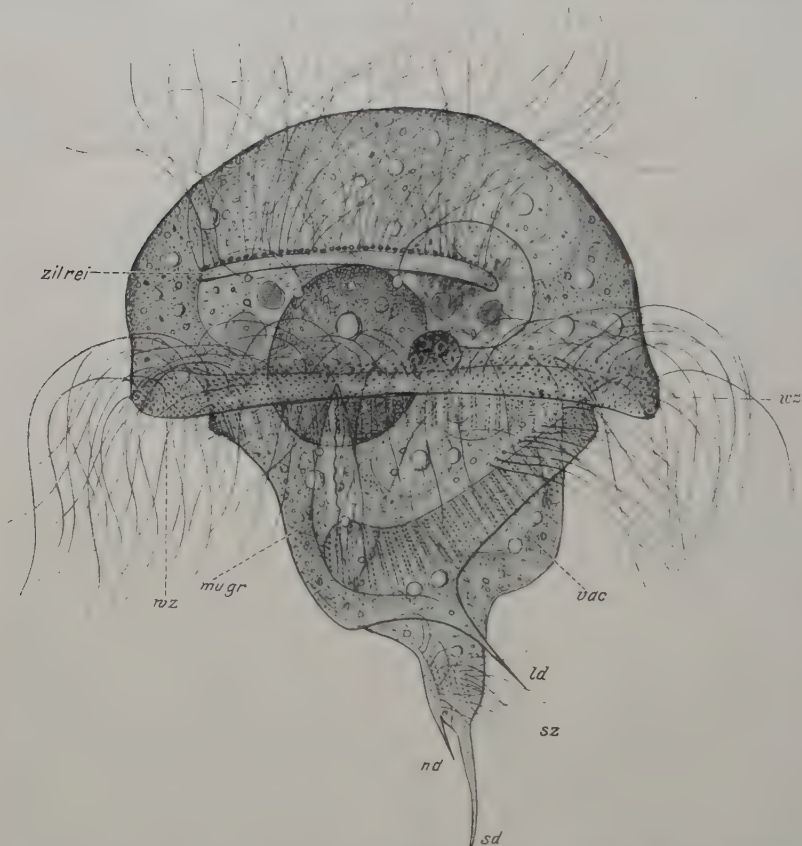


Abb. 23. *Caenomorpha uniserialis*. *ld* = Lateraldorn, *mugr* = Mundgrube, *nd* = Nebendorn, *sd* = Schwanzdorn, *sz* = Schwanzzilien, *vac* = puls. Vakuole, *wz* = Wimperzone, *zilrei* = Zilienreihe der Glocke. Apochr. 2 mm, Komp.-Ok. 12. Vergr. = 2000 · $\frac{4}{3}$.

in etwa gleicher Häufigkeit; die anderen Arten sind seltener. Jene zählen zu den auffälligsten Charakterformen des Sapropels. LEVANDER kennt die Art nur aus dem Wasser der Ober-Warnow bei Rostock; dort war sie nur in Gesellschaft mit *C. medusala* anzutreffen. KAHL fand sie in Süßwassertümpeln bei Hamburg.

Von anderen Autoren wird die Art anscheinend nirgends erwähnt, vielleicht stellt aber MERMÖDS Abb. 21 eine deformierte *C. uniserialis* dar (Sumpfwasser der Umgebung von Genf).

Der Körper, deutlich in einen Vorder- und Hinterteil geschieden, besitzt die Gestalt einer breiten Glocke, aus der ein dicker Stiel hervorragt. Die Glocke ist bei vielen Exemplaren ungefähr halbkugelig; bisweilen sitzt sie schief, etwas nach hinten geneigt (Abb. 24). KAHL zeichnet sie bei einigen Exemplaren in Seitenansicht fast dreieckig, was ich an den hiesigen Formen nicht bestätigen konnte. An ihrem Rande trägt sie eine Zone sehr langer Zilien (*wz*); unter dem Glockenrande, am Grunde einer hohlkehlförmigen Rinne, liegt die adorale Zone. Der Glockenrand ist auf der Ventralseite nach hinten auf den Schwanzstiel ausgezogen (Abb. 24), beschreibt also eine Spirale von $1\frac{1}{8}$ — $1\frac{1}{4}$ Umgang. Kurz vor dem hinteren Ende trägt er den für die Art charakteristischen Dorn (*ld*). Der hintere Teil des Körpers entspringt breit in der inneren Glockenöffnung, reicht ein etwa der Höhe der Glocke entsprechendes Stück weit nur wenig verschmälert nach hinten, wo er ziemlich unvermittelt abbricht und in einen stummelförmigen Schwanzanhang übergeht, der zwei Stacheln trägt, einen längeren endständigen und einen kürzeren an dessen Basis. Länge und Gestalt der Stacheln variieren (17 — $28\ \mu$). Nach KAHL (Abb. 30) existieren Formen mit stark verkürztem Hinterleib.

Die Zilienbekleidung ist stark reduziert. Am Vorderteil fällt eine quer, bisweilen etwas schräg stehende Reihe von 15 — 30 sehr langen (20 — $22\ \mu$) Zilien auf, die am oberen Rande einer Leiste stehen (*zilveri*). GRUBER (1879) beschreibt sie bei seiner *Calcaria* als „lange, starke, borstenförmige“ Zilien, weiterhin als „starre Borsten“, mit denen sich das Tier wie hypotrichie Infusorien auf Unterlagen laufend fortbewegt, und deren sich das Tier eventuell als „Tastorgane“ bedient. LEVANDER bezeichnet sie als Zirren, „beweglich und biegsam“, und gibt an, daß sie sich nach Einwirkung von Osmiumsäure bis zur Wurzel in feine Fibrillen auflösen, Derartiges konnte ich bei den mir zahlreich zur Verfügung stehenden Exemplaren nicht beobachten. Auch eine feine Längsstreifung, wie eine solche bei den gleichen Gebilden von *C. medusala* bei sehr starker Vergrößerung zu beobachten ist, konnte ich hier nicht wahrnehmen. Ob man deshalb von Zirren reden darf, erscheint mir fraglich. An der Basis solcher müßten zudem Gruppen von Basalkörnern zu sehen sein, da sie durch Verschmelzung von Zilienbündeln entstehen; auch dies trifft nicht zu. Nach KAHL erscheinen sie „fast wie starke Zilien“ (S. 178), er nennt sie aber gleichwohl Zirren, obwohl sie bei der vorliegenden Form keineswegs eine auffallende Dicke aufweisen.

Eine weitere Zone sehr langer (22 — $25\ \mu$) geißelartiger Zilien zieht sich an dem äußeren Glockenrande rings um das Tier herum (*wz*); die Basalkörper dieser Zilien sind sehr regelmäßig in zwei sich kreuzenden Liniensystemen angeordnet, so daß bei schwächerer Vergrößerung eine Streifung vorgetäuscht wird, die den Glockenrand in kleine rhombische Felder zerlegt. Die Wimperzone *wz* endet an dem Plasmadorn *ld* des Glockenrandes oder kurz vorher, wie auch LEVANDER beschreibt. KAHL bestreitet dies zu Unrecht.

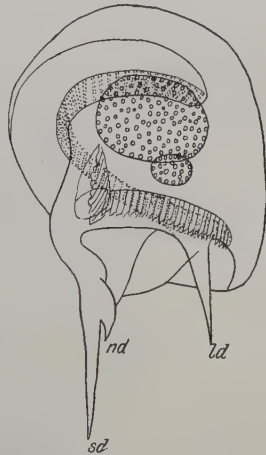


Abb. 24. *Caenomorpho uniserialis*, mehr ventral als Abb. 23, zeigt Verlauf d. adoralen Zone. *ld*, *nd*, *sd* = Lateral-, Neben-, Schwanzdorn. Imm. $\frac{1}{16}$, K.-Ok. 6.
Vergr. = $1460 \cdot \frac{1}{2}$.

Eine dritte und letzte Zilienzone liegt auf dem Schwanzanhang (sz. Abb. 25); sie besteht aus sieben Reihen kürzerer ($12\ \mu$) Zilien. Der übrige Körper ist zilienfrei.

Die *adorale Zone* (Abb. 24) beginnt in einer seichten Mulde nahe am Vorderende, sie verläuft dann, von dem Glockenrande überdeckt, zunächst fast äquatorial, im letzten Viertel senkt sie sich in einem Winkel von 45° gegen die Längsachse. Dicht hinter dem Dorn *ld* des Glockenrandes tritt sie in eine tiefe, nach vorn gerichtete, etwa kegelförmige Mundgrube ein, aus deren ovalem Eingang eine undulierende Membran heraushängt. Die Zone besteht aus einer großen Anzahl (schätzungsweise 100—120) von Membranellen, an deren Grunde zwei Reihen kleiner Basalkörper zu sehen sind. Die dreieckige Kerbung am Rande der Zone, die KAHL beschreibt, konnte ich nicht feststellen; bei anderen Formen (*medusala*) habe ich die Erscheinung bemerkt, aber als optische Täuschung aufgefaßt.

Das *Entoplasma* ist in der Regel von zahlreichen Nahrungsvakuolen erfüllt, deren Inhalt aus Bakterien besteht. Häufig finden sich im Protoplasma mittelgroße, stark lichtbrechende Granula, im Vorderteil außerdem oft noch ein Haufen dunkel erscheinender Körner.

Der *Makronukleus* ist in der Einzahl vorhanden, gedrunen ellipsoid, dicht; der runde bis ellipsoide Mikronukleus liegt ihm an.

Kontraktile Vakuole im Schwanzanhang; sie arbeitet relativ langsam, alle $1\frac{1}{2}$ —2 Minuten erfolgt die Systole.

Die *Starrheit des Körpers*, die sich schon in der Bildung langer und formbeständiger Stacheln äußert, führt LEVANDER auf die Konsistenz der gesamten Leibessubstanz zurück. Dies trifft nicht zu; die Starrheit wird durch die widerstandsfähige, wenn auch sehr dünne Pellicula bedingt. Die Formbeständigkeit ist, wiederum entgegen LEVANDERS

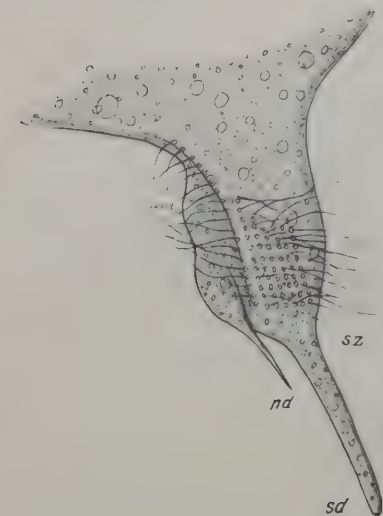


Abb. 25. *Caenomorpha uniserialis*, Hinterende.
Zeichen wie in Abb. 23. Imm. $\frac{1}{16}$. K.-Ok. 12.
Vergr. = $3000 \cdot \frac{9}{10}$.

Darstellung, jedoch nur bedingt. Besonders in wässrigen Medien behalten die Tiere nach dem Abtöten mit Osmiumtetroxyddämpfen einen Weichheitsgrad, der ein öfteres Überführen des Tieres in verschiedene Uhrgläser, sowie Drehen und Rollen unter dem Deckglas kaum duldet, da besonders der hintere Teil mit den Stacheln dabei sehr leicht weitgehend deformiert wird. Roux (1901) spricht davon, daß lebende Tiere unter dem Deckglase in wenigen Stunden ihre Form verändert hatten.

Die asymmetrische Verteilung der Zilien bewirkt, daß die Tiere beim Schwimmen unruhig hin- und herpendeln. Die *Bewegungen* erfolgen rastlos, nur bisweilen stehen die Tiere an Detritusteilchen still, an denen sie wie Hypotriche mittels der langen Zilien „umherkriechen“. Nach KAHL kommt diese von ihm thigmotaktische Benutzung der Zirren genannte Art der Bewegung bei *C. uniserialis* nicht vor.

Übersicht über die wichtigsten Körpermaße.

Gesamtlänge 60—86 μ .

Breite 41—60 μ .

- Länge des Schwanzstachels 17—28 μ .
 Länge der Zilien der dorsalen Reihe (sog. Zirrenreihe) 20—22 μ .
 Länge der Zilien der Wimperzone 21—25 μ .
 Länge der Schwanzzilien 6—7 μ .
 Breite der Randwimperzone 4—5 μ .
 Breite der Membranellen 4—5 μ .
 Höhe der Membranellen 3 μ .
 Makronukleus 15—22,5 $\times$ 12—17 μ .
 Mikronukleus 4 $\times$ 6 μ .

b) *Caenomorpha Steini* (BÜTSCHLI 1879?).

(Abb. 26.)

Bei Gelegenheit der Besprechung der GRUBERSchen *Calcaria* bemerkt BÜTSCHLI, daß ihm in der Umgebung von Frankfurt eine *Caenomorpha*-Art aufgefallen ist, der die vorderen, isolierten Zilienreihen vollkommen fehlten. Ohne nähere Beschreibung, die auch später nicht nachgeholt wurde, und ohne eine Skizze beizufügen, schlägt er vor, die neue Form *Gyrocorys* (= *Caenomorpha*) *Steinii* zu nennen.

LEVANDER, ROUX, MERMOD und KAHL haben derartige Formen in ihrem Untersuchungsgebiete nicht gefunden. In der Umgebung von Leipzig ist nun eine Form anzutreffen, die der Beschreibung BÜTSCHLIs anscheinend entspricht; denn es fehlen ihr die Zilienreihen der Glocke, ein Merkmal, das den übrigen Spezies fremd ist. Die Tiere besitzen nun aber noch ein zweites, sehr auffallendes Charakteristikum in Gestalt dreier ventraler Plasmadornen (vd_{1-3}), von denen BÜTSCHLI nichts erwähnt. Ob daher die hier vorgenommene Identifikation zu Recht besteht, bleibe dahingestellt; da BÜTSCHLIs Bezeichnung ein nomen nudum ist, ist die Frage an sich belanglos.

Die allgemeine Körperform entspricht den Gattungsmerkmalen. Die Glocke sitzt dem Hinterende schräg auf. Dieses ist in einen sehr langen (32—50 μ), leicht gebogenen Schwanzdorn ausgezogen (sd), an dessen Basis ventral drei kurze Dornen stehen (vd). Der weit überhängende Glockenrand läuft spiralg nach hinten, umzieht dabei in weitem Bogen die Schwanzbasis und endet auf dem oft sehr spitz ausgezogenen hintersten ventralen Plasmadorn (vd_3). Dieser äußeren Spirale läuft nun eine innere, zilienfreie, parallel, eine Faltenbildung der Schwanzbasis, die mit überhängendem Rande an dem vordersten Dorn beginnt und nach $\frac{3}{4}$ Umgang an dem mittleren endet.

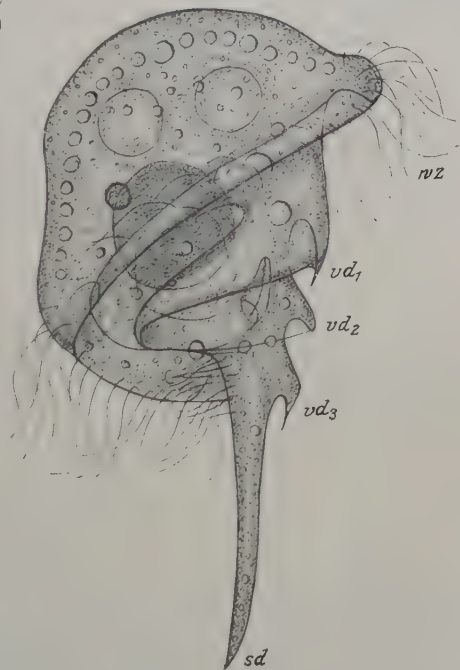


Abb. 26. *Caenomorpha Steini*. sd = Schwanz-, vd_{1-3} = Ventraldornen, wz = Wimperzone. Apochr. 2 mm, K.-Ok. 6. Vergr. = 1020 $\cdot$ $\frac{9}{10}$.

Die *Bewimperung* ist noch mehr reduziert als bei der vorigen Art. Einesteils ist, wie erwähnt, die Zilien-(„Zirren“-)reihe der Glocke in Wegfall gekommen; andererseits ist auch der Zilienbesatz in den noch verbliebenen zwei Zonen sehr gelichtet. Auf dem äußeren Rande der Glocke zieht sich eine wenig dichte, aus drei Reihen bestehende Wimperzone (*wz*) bis nahe an den hintersten Zahn; ihre Basalkörner stehen weit auseinander, erzeugen deshalb nicht die bei der vorigen Art beschriebene, für die meisten Caenomorphen charakteristische Schrägstreifung des Glockenrandes. An der Basis des Schwanzstachels steht ein Schopf kurzer Zilien. Beide Zilienzonen entsprechen vollkommen den bei *C. uniserialis* beschriebenen.

Die mit zweizeiligen *Membranellen* ausgestattete adorale Zone ($\frac{3}{4}$ Umgang) folgt dem ausgehöhlten Glockenrande $\frac{1}{2}$ Umgang, wendet sich dann aber vor- und einwärts in eine Mundgrube. Undulierende Membran normal.

Das *Entoplasma* ist feinkörnig, farblos und sehr oft mit einer dem vorderen Glockenrande parallel laufenden Reihe stark lichtbrechender Körner versehen. Die Nahrungsvakuolen enthalten Bakterien. Kontraktile Vakuole in der Basis des Schwanzes.

Makronukleus kugelig, zentral gelegen; *Mikronukleus* ebenfalls kugelig.

Übersicht über die wichtigsten Körpermaße.

Gesamtlänge 70—80 μ .

Länge des Schwanzstachels 32—50 μ .

Höhe der Glocke 20—25 μ .

Breite der Glocke 30—45 μ .

Länge der Zilien (Wimperzone) 15 μ .

Länge der Schwanzzilien 8 μ .

Breite der Membranellen 4 μ .

Makronukleus 13,5 μ .

Mikronukleus 3 μ .

Caenomorpha Steini zeigt einige Ähnlichkeit mit *C. Levanderi* KAHL, unterscheidet sich aber von dieser u. a. 1. durch das Fehlen der Zilienreihen auf der Glocke, 2. durch den Besitz von drei ventralen Dornen, 3. durch den kugeligen Makronukleus. Gleich ist bei beiden Arten die Ausbildung der sekundären, dem Glockenrande parallelen Spiralfalte.

c. *Caenomorpha medusala* PERTY 1852.

(Abb. 27—34.)

Diese in der Umgebung von Leipzig etwa gleich häufig wie *C. uniserialis* vorkommende Form ist von STEIN (l. c.) und besonders von LEVANDER (1894) ausführlich beschrieben worden. In der folgenden Beschreibung wird nur den weniger bekannten Punkten größere Aufmerksamkeit gewidmet.

Glocke ungefähr halbkugelig; Hinterkörper zylindrisch, hinten in einen einfachen, körper- oder mehr als körperlangen Stachel verlängert. Rand der Glocke mit sechs bis acht in regelmäßigen Schrägreihen angeordneten langen Zilien (Wimperzone), überhängend, die adorale Zone verdeckend. Wimperzone *wz* beginnt auf einem wulstartigen Vorsprung (Abb. 27); nach kurzem Verlaufe in äquatorialer Richtung senkt sie sich in einem Winkel von 30—45° zur Längsachse, im letzten Viertel verläuft sie wieder quer zu dieser und endet an der Basis des Schwanzstachels. Umgang der *wz* = $\frac{1}{2}$. Adorale Zone am Ende (Abb. 27) schwach nach vorn umbogen, am ovalen Eingang zur tiefen, spaltförmigen Mundgrube (*mu gr*) etwa rechtwinklig nach vorn geknickt, mit zweizeiligen Membranellen, in der Mundgrube

außerdem mit langer undulierender Membran; Umgang der adoralen Zone = $\frac{1}{1}$. Glocke mit zwei konvergierenden Reihen langer und dicker, fein längsgestreifter Zilien („Zirren“) (Abb. 27, 30). An der Schwanzbasis sieben kurze Reihen kurzer Zilien (*sz*). Übriger Körper nackt, doch mit regelmäßigen Reihen zilienloser „Basal“körperchen (Abb. 27, 28); diese Reihen am Hinterkörper meridional, zum Teil schwach S-förmig, auf der Glocke linksseitig (Abb. 27) längs, vorn ventral-

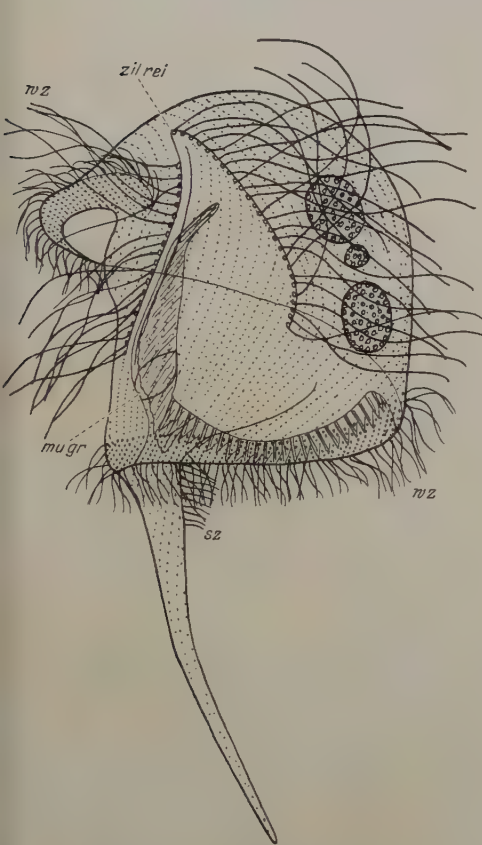


Abb. 27.

Caenomorpha medusala, linke Seite. *mu gr* = Mundgrube, *sz* = Schwanzzilien, *wz* = Wimperzone, *zil rei* = Zilienreihen der Glocke. Apochr. 2 mm, K.-Ok. 4. Vergr. = $840 \cdot \frac{2}{3}$.

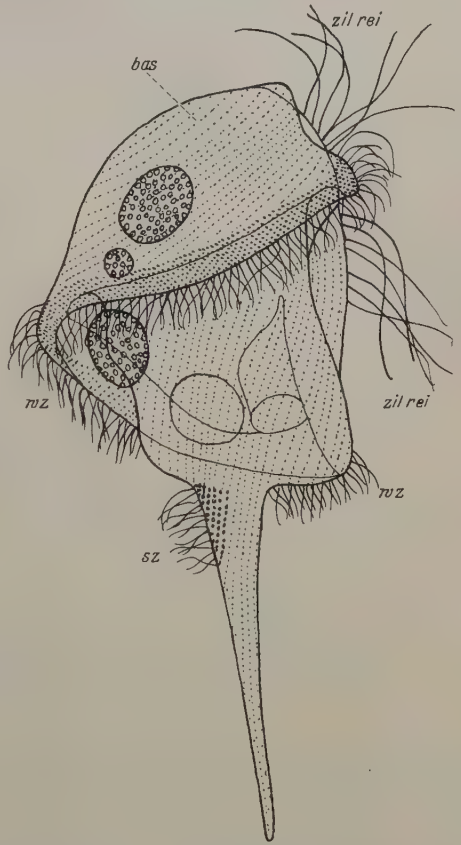


Abb. 28.

Caenomorpha medusala, rechte Seite. *bas* = zilienlose Basalkörper, *sz* = Schwanzzilien, *wz* = Wimperzone, *zil rei* = Zilienreihen d. Glocke. Imm. $\frac{1}{16}$, K.-Ok. 2. Vergr. $820 \cdot \frac{2}{3}$.

wärts gewendet, zum Teil von der Wimperzone abgeschnitten. Zwischen dem Beginn der Wimperzone und der am weitesten ventral gelegenen Zilienreihe eine muldenartige, mehr oder weniger tiefe Depression (Abb. 29 a). Zwei kurzellipsoide *Ma*, ein dazwischen gelegener *Mi*. Vakuole an der Schwanzbasis.

Basalkörnerreihen. *Morphologische Beziehungen zu Metopus* (Abb. 27, 28). Die in vorstehender Diagnose erwähnten Parallelreihen feiner, als rudimentäre Basalkörner der reduzierten Zilienbekleidung aufgefaßter Körnchen sind bis-

her mit Ausnahme von KAHL, der in wenig bestimmten Ausdrücken auf sie hinweist (1927, S. 169), immer übersehen worden. Sie sind sehr klein und nur bei allerstärksten Vergrößerungen im fixierten Präparat zu erkennen, kugelig und schätzungsweise $0,1 \mu$ groß. Nachdem KLEIN (1927) vermittle seiner Silbermethode gezeigt hat, daß auf der Körperoberfläche von Ziliaten, die ihre allgemeine Zilienbekleidung verloren haben (Vorticella), noch Basalkörner in regelmäßiger Anordnung vorhanden sind, besteht kein Grund, in vorliegendem Falle die Annahme auszuschließen, daß die beschriebenen Körnerreihen die Reste des verschwundenen Zilienkleides darstellen. Aus ihrer Anordnung darf man infolgedessen vielleicht Schlüsse auf die Beschaffenheit der verschwundenen Zilienreihen und auf die Beziehungen zu morphologisch ähnlichen Ziliaten ziehen. Dabei zeigt sich 1. daß die Zilienreihen sehr dicht ($2-2,4 \mu$) gestanden, 2. daß, wenn jedes Korn einer ehemaligen Zilie entspricht, diese außerordentlich eng nebeneinander inseriert haben müssen ($1-1,5 \mu$), 3. daß die Zilienanordnung der oben

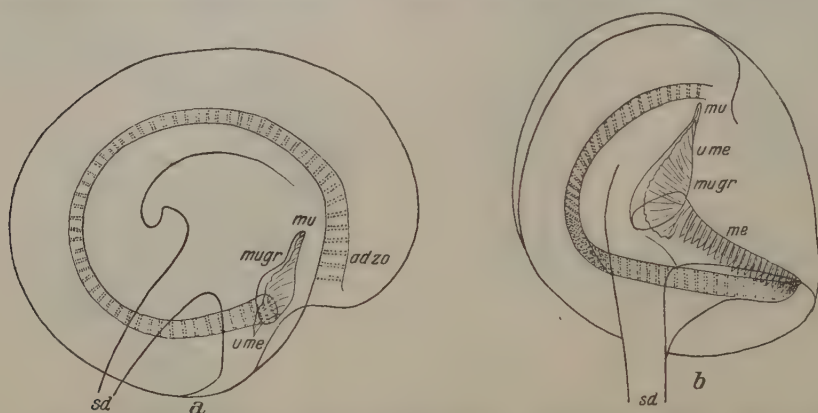


Abb. 29. *Caenomorpha medusula*. a Unterseite der Glocke, v. Schwanz aus gesehen; dieser durch Deckglas beiseite gedrückt. adzo = adorale Zone, mu = Mund, mugr = Mundgrube, me = Membranellen, ume = undul. Membran, sd = Schwanzdorn. b Schräg von hinten auf die Ventralseite gesehen. Imm. $\frac{1}{16}$, K.-Ok. 4 = 1240 · $\frac{1}{2}$.

(S. 204) bei den verkürzten *Metopus*-Formen beschriebenen vollkommen entspricht; eine Ausnahme von Punkt 3 bildet lediglich die Konvergenz der Reihen auf dem dreieckigen Felde zwischen den Zilien-(Zirren)reihen. Punkt 1 und 2 sprechen an sich nicht gegen morphologische Beziehungen zu *Metopus*. Im ganzen bestehen diese also 1. in der gleichen Anordnung der Zilienreihen, 2. in dem Vorhandensein der Wimperzone *wz*, die sonst allen Heterotrichen fehlt, 3. in dem rinnenförmigen, durch den Rand des vorderen Körperteiles überdeckten Peristomfeld, 4. in der Torsion des Vorderkörpers nach links, die für *Caenomorpha* besonders in Abb. 24 b sehr schön zu erkennen ist.

Mundbeschaffenheit. Die Verhältnisse der Mundgegend sind aus allen bisherigen Beschreibungen und Zeichnungen, diejenigen KAHLs eingeschlossen, nicht zu erkennen. Das umfangreiche mir zur Verfügung stehende Material (62 Dauerpräparate mit je 1–10 *C. med.*) hat mir genügend Exemplare in günstiger Lage geliefert, um diese Lücke ausfüllen zu können. Aus Abb. 29 a, in der man von dem Schwanz her, der durch das Deckglas beiseite gedrückt ist, auf das Tier sieht, ist zu erkennen, daß die adorale Zone (adzo) knapp einen Umgang vollführt, sodann durch eine ovale Pforte in eine trichterförmige Mundgrube (mu gr)

einmündet, aus der eine undulierende Membran heraushängt. Aus Abb. 29 b, das Tier in etwas seitlicher Lage darstellend, ersieht man, daß die Mundgrube nach vorn gerichtet ist. Die dreieckigen Membranellen ruhen auf zwei Reihen von Basalkörnern. Die aus Bakterien bestehende Nahrung tritt an dem vordersten, zugespitzten Ende der Mundgrube in das Entoplasma über; diese Eintrittsstelle liegt bisweilen (Abb. 27) außerordentlich weit vorn. Die Gestalt der Mundgrube wechselt etwas, im ganzen kann sie als kegelförmig bezeichnet werden.

Die Zilien-(Zirren-)reihen auf der Glocke (Abb. 30). Während bei *C. uniserialis* festgestellt wurde, daß diese Zilien keine auffällige Dicke aufweisen, kann bei der vorliegenden Art das Gegenteil gesagt werden; sie sind zum Teil sehr dick und machen einen zirrenartigen Eindruck. (Sie wurden in den Abbildungen nicht in ihrer vollen Stärke gezeichnet.) Die der vorderen Reihe (15—18 Stück) messen $5/6 \mu$, die der dorsalen (24—30) aber 2μ in der Dicke; letztere lassen oft eine feine Längsstreifung erkennen. Da aber an ihrer Basis stets nur ein Basalkorn zu finden ist, können sie nicht als echte Zirren bezeichnet werden. Schon LEVANDER (Abb. 15) zeichnet die zwei Reihen vorn zusammenstoßend, was von KAHL als irrtümlich bezeichnet wird. Die Nachprüfung zeigte, daß die *Leisten*, an denen die Zilien inserieren, vorn stets in einem rundlichen Höcker konvergieren, daß aber die Zilien der ventralen Reihe nicht immer bis zu diesem Punkte reichen. Die Leiste dieser Seite biegt hinten bisweilen fast rechtwinklig um, was ebenfalls LEVANDER bereits zeichnet; die zilienlosen Basalkörnerreihen laufen in diesem Falle über die niedrige Schwelle hinweg.

Teilung (Abb. 31). Über die Teilung des Tieres ist bis jetzt noch gar nichts bekannt. Wie wir sahen (S. 227), benutzt MERMOD das angebliche Fehlen von Teilungszuständen geradezu als Argument für seine Entwicklungshypothese. KAHL (1927, S. 174) bemerkt, ein Teilungsstadium ein einzigesmal gesehen zu haben. „Das sehr schöne, aber komplizierte Bild konnte aber nicht festgehalten werden, da das Exemplar schnell litt und zerging.“ Da an dem Bilde nichts besonders Kompliziertes zu bemerken ist, vermute ich, daß er eines der früheren Konjugationsstadien, die schon unübersichtlichere Verhältnisse zeigen, irrtümlich für eine Teilung gehalten hat.

Nach meinen Erfahrungen gelingt es nicht, die Tiere im Zimmer zur Teilung anzuregen; eine Zunahme der Populationsdichte, wie sie in Standkulturen bisweilen am ersten und zweiten Tage zu bemerken ist, erklärt sich wahrscheinlich aus dem Schlüpfen encystierter Tiere. Aus diesem

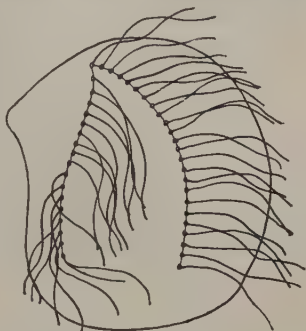


Abb. 30. *Caenomorpha medusala*, Blick vom Vorderende auf die Glocke. Stellung der Zilienreihen. Imm. $1/10$, K.-Ok. 4. Vergr. = $1240 \cdot 1/2$.

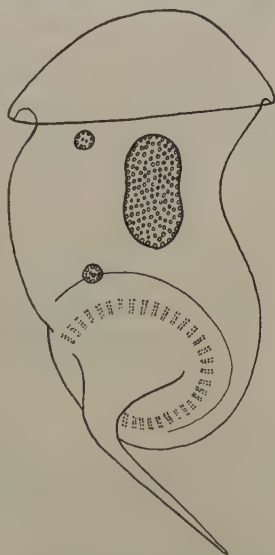


Abb. 31. *Caenomorpha medusala* in Teilung. Apochr. 2 mm, K.-Ok. 4. Vergr. = $850 \cdot 1/2$.

Grunde ist es außerordentlich schwer, die aufeinanderfolgenden Teilungsstadien zusammenzubekommen, was auch mir nicht gelungen ist. In meinem reichhaltigen, fixierten Material fanden sich nur fünf Teilungsformen, die unglücklicherweise alle schon ein späteres Stadium betreffen, so daß ich besonders über die Mikronukleusteilung nichts aussagen kann. Die vielleicht interessanteren Vorgänge der äußeren Formbildung ließen sich gut erkennen.

Die Teilung erfolgt quer, die Teilungsebene liegt parallel dem Glockenrande. Zu Beginn der Teilung verschmelzen die beiden Makronukleushälften zu einem erst wurstförmigen bis ellipsoiden, dann kugeligen Gebilde, das sich kurz vor dem Einschneiden der Zellteilungsebene zerschnürt. Eine weitere Teilung kurz vor der Loslösung des Tochtertieres liefert die für das fertige Tier charakteristischen zwei Makronuklei. Die beiden Mikronuklei sind auf diesem Stadium bereits fertig ausgebildet und liegen frei im Entoplasma.

Noch bevor der Makronukleus in die Teilung eintritt, streckt sich der Hinterteil des Tieres in die Länge; der Vorderteil, die Glocke, bleibt unverändert, ebenso die ursprüngliche adorale Zone, diese aber nur soweit, als gleichzeitig mit der Streckung des Hinterteiles der letzte Teil der adoralen Spirale so weit nach vorn verlagert wird, daß Mundgrube und adorale Zone schließlich nahezu in einer Ebene liegen. Auch der Glockenrand stellt sich äquatorial ein. Am Hinterende wird eine neue adorale Zone angelegt, die aber lange ohne Mundgrube bleibt; erst kurz vor oder nach der Trennung wird diese ausgebildet. Der Schwanzstachel des Muttertieres bleibt, anders als bei der Konjugation, wo er eingezogen wird, während der ganzen Dauer des Teilungsvorganges erhalten; er geht auf das Tochtertier über. Jenes erhält also die ursprüngliche Glocke mit ihren Organellen und die adorale Zone, dieses den ursprünglichen Schwanzstachel; die fehlenden Organellen werden neu gebildet.

Für die vergleichende Morphologie ist von Wichtigkeit, daß die Teilung *quer* zur physiologischen Längsachse des Tieres erfolgt. Dies spricht gegen nähere Beziehungen zu den peritrichen Ziliaten, zu denen die Tiere lange Zeit gestellt wurden, und bei denen die Teilung längs zu dieser Achse erfolgt.

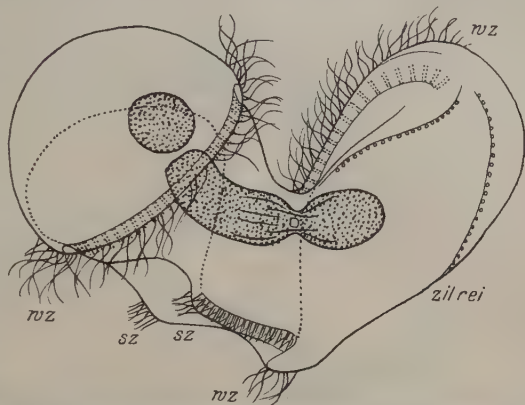
Konjugation (Abb. 32—34). Sie ist ebenso wie die Teilung sehr schwer zu verfolgen, da es bisher nicht gelungen ist, die Tiere *in vitro* zu züchten. Man ist deshalb ganz auf zufällige Befunde angewiesen, soweit sie im Freien sich abspielende Konjugationsprozesse erfassen. Unter meinem Material befinden sich nur acht Konjugationsstadien von *C. medusala*, also viel zu wenig, um eine lückenlose Darstellung der Vorgänge zu gestatten. Insbesondere ist mir das Schicksal des Mikronukleus nicht klar geworden.

Von früheren Beobachtern hat nur KAHL (1927, S. 174) Konjugationspaare gesehen und die Stellung der Partner (lebende Tiere?) skizziert. Es scheint aber sehr fraglich, ob die Exemplare, bei denen er Konjugation beobachtete, wirklich zu *medusala* gehören; es fällt ihm auf, daß „die an sich seltenen Konjugationspaare meist aus kleineren Exemplaren bestehen“, und er ist geneigt, anzunehmen, daß „hier nur zur Konjugation geeignete Degenerationsformen vorliegen“.

Von der Neigung zur Ausbildung kleinerer Degenerationsformen, die im Gegensatz zu den normalen, größeren zur Konjugation schreiten, ist mir nichts bekannt geworden. Die angetroffenen Konjuganten unterscheiden sich in Größe und Organisation nicht von den in großer Anzahl gleichzeitig vorhandenen normalen Tieren.

Während der Konjugation von *C. medusala* erfolgen tiefgreifende *Umgestaltungen der äußeren Körperform*. Die Partner legen sich mit ihren Ventralseiten aneinander, wobei ihre Längsachsen zunächst noch nahezu parallel liegen. Im Laufe des Prozesses, während dessen die Mundregionen der beiden Tiere fest mit-

einander verwachsen, wohingegen die Glocken wenigstens anfänglich frei bleiben, biegen sich die Partner mit ihren Glocken weit auseinander (Abb. 32), so daß sie auf etwas späteren Stadien (Abb. 33) in einem Winkel von 180° zueinander stehen. Schließlich verkürzt sich die aus den beiden Hinterenden der Tiere bestehende Plasmabrücke unter gleichzeitiger Verdickung und Aufrollung der Glocken, und am Ende haben sich die beiden Partner soweit genähert, daß die Glocken einander berühren und zum Teil miteinander verwachsen (Abb. 34). Gleich zu Beginn werden die Schwanzstacheln von beiden Tieren eingezogen (Gegensatz zur Teilung!). Die an der



Stachelbasis normaler Tiere gelegene Zilienzone sz ist noch einige Zeit auf einem kleinen Vorsprung zu sehen (Abb. 32), wird aber alsdann ebenfalls rückgebildet. Von der gesamten Schwanzregion ist auf späteren Stadien überhaupt nichts mehr zu sehen, so daß die Konjugationspaare dann aussehen wie zwei Glocken, die ihre Hinterteile verloren haben (Abb. 34).

Abb. 32. *Caenomorpha medusala*, Konjugation I. Beginn der Auseinanderbiegung. sz = Schwanzstacheln mit stummelförmigem Rest des Schwanzstachels, wz = Wimperzonen, zil rei = Zilienreihen der Glocke. Imm. $\frac{1}{16}$, Ok. 2. Vergr. = $820 \cdot \frac{3}{5}$.

Die Verwachsung der Mundregion erfolgt so innig, daß die adoralen Zonen der Partner (in den Abbildungen zum Teil gestrichelt) unmerklich ineinander

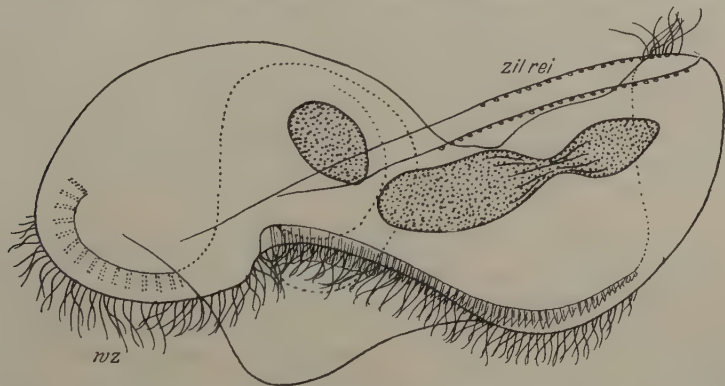


Abb. 33. *Caenomorpha medusala*, Konjugation II. Glocken auseinandergebogen. Verlauf der adoralen Zone z. T. gestrichelt. Wimperzonen wz und adorale Zonen verwachsen. zil rei = Zilienreihen der Glocke. Apochr. 2mm, K.-Ok. 4. Vergr. = $850 \cdot \frac{3}{5}$.

übergehen. Mit der zunehmenden Annäherung der beiden Glocken verschmelzen schließlich auch die Wimperzonen wz, die im Anfang (Abb. 32) noch getrennt sind. Die Exkonjuganten schreiten nach weiterer Abrundung wahrscheinlich sofort zur Encystierung.

Über die Vorgänge im Kernapparat kann, wie erwähnt, wegen Mangels an verschiedenen Stadien nur vermutungsweise einiges gesagt werden. Es *scheint*, daß die Mikronuklei nach beträchtlicher Volumenzunahme¹ je zwei Pronuklei ausbilden, die zum Teil miteinander in Verbindung bleiben, und daß innerhalb einer von den zwei inneren gebildeten Brücke ein Kernmaterialaustausch von staten geht, nach dessen Vollzug die Brücke gelöst wird.

Eine Verwechslungsmöglichkeit mit der Zweiteilung halte ich wegen der Verschiedenheit der äußeren Erscheinung für ausgeschlossen.

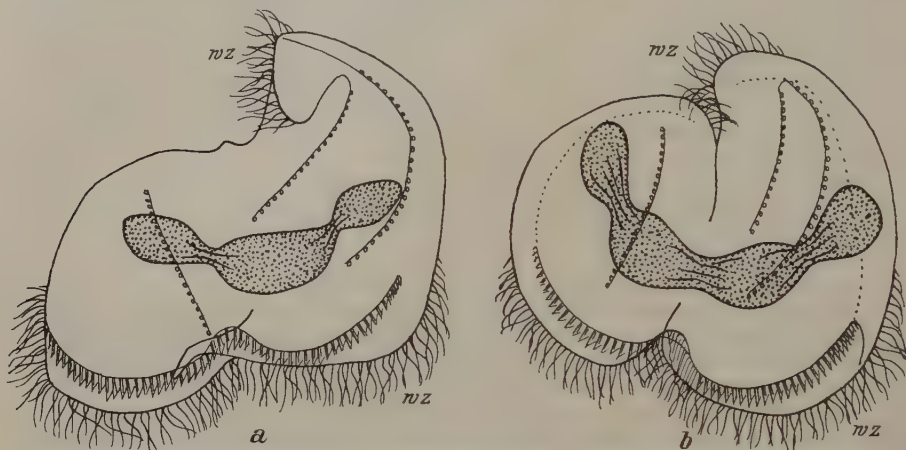


Abb. 34 a u. b. *Caenomorpha medusala*. Konjugation III, IV. Glocken durch Verschwinden der Plasmabrücke einander wieder genähert, Hinterkörper geschwunden. wz = Wimperzone. Apochr. 2 mm, K.-Ok. 4. Vergr. = 850 · $\frac{3}{5}$.

Variabilität. Nach KAHL zeichnet sich *C. medusala* durch eine erhebliche Variabilität aus, die vor allem die Größe der Tiere und die Zahl der Makronuklei betrifft. Er unterscheidet deshalb auch vier getrennte Varietäten: 1. Die typische Form, 2. var. *lata*, 3. die mittelgroße Form und 4. die kleine, kurzschwänzige Form, deren Merkmale in untenstehender Tabelle nach KAHL (1927, S. 171ff.) zusammengestellt sind. Ich habe diesem Punkte unter Berücksichtigung der KAHLschen Angaben besondere Aufmerksamkeit gewidmet, aber unter dem Material aus der Umgebung von Leipzig eine so weitgehende Variabilität in den von KAHL angegebenen Merkmalen nicht feststellen können.

Varietäten von Caenomorpha medusala nach KAHL.

	Typische Form	var. <i>lata</i>	mittelgroße Form	kleine, kurzschwänzige Form
1. Größe	150 μ	120—150 μ	70—90 μ	30 μ
2. Makronuklei . .	3 (kugelig)	2 (ellipsoid)	3 (ellipsoid)	2 (ellipsoid)
3. Ventrale Zirrenreihe ²	wenig vorspringend	stark vorspringend	weniger vorspringend	—
4. Glockenrand . .	—	weit abgespreizt	nicht ganz so weit abgespr.	—

¹ Aus einer Bemerkung LEVANDERS (l. c. S. 47) scheint hervorzugehen, daß ihm ebenfalls Exemplare mit „ungewöhnlich großem Mikronukleus“ begegnet sind.

² Nach KAHL „linke“.

Nicht berücksichtigt ist von KAHL in seiner Beschreibung die aus seinen Abbildungen hervorgehende auffallende Tatsache, daß der Glockenrand und damit die Wimperzone bei der von ihm als „typische Form“ bezeichneten Varietät $1\frac{1}{2}$ Umgang mehr vollführt als bei den übrigen (und den von mir gezeichneten), daß also der Glockenrand frei überhängend um die Ventralseite des Hinterendes (Stieles) herumzieht und auf der rechten Körperseite endet, statt auf der linken. Diese Eigentümlichkeit habe ich nur einmal angetroffen (Abb. 36 a), aber bei einer einkernigen Form, so daß deren Zugehörigkeit zu *medusala* zum mindesten zweifelhaft ist. Bestimmt aber ist bei den häufigsten Formen, die doch wohl als typisch bezeichnet werden müssen, von dieser Anomalität nichts zu sehen, wie ja auch aus den Abbildungen von LEVANDER, ROUX und MERMOD hervorgeht.

Die Variabilität der Größenverhältnisse gestaltete sich an 75 gemessenen, mit Osmiumtetroxyddämpfen fixierten, in Glyzerin 1, Formol 1, Wasser 100, Methylgrün 0,01 aufbewahrten Objekten wie folgt:

I. Gesamtlänge.

Unter 150 μ	2 Exemplare
150—160 μ	28 „
160—170 μ	39 „
170—180 μ	6 „

II. Länge der Glocke.

60—70 μ	12 Exemplare
70—80 μ	28 „
80—90 μ	34 „
90—100 μ	1 Exemplar

III. Breite der Glocke.

60—70 μ	12 Exemplare
70—80 μ	63 „

IV. Länge des Schwanzes, vom Glockenrande an gerechnet.

70—80 μ	26 Exemplare
80—90 μ	48 „
90—100 μ	1 Exemplar

V. Größter Durchmesser des Makronukleus.

20—22,5 μ	20 Exemplare
22,5—25 μ	55 „

Man kann also als das Maß der Gesamtlänge der in der hiesigen Gegend vorkommenden *C. medusala* im Durchschnitt 150—170 μ , der Länge der Glocke 60 bis 90 μ , deren Breite 60—80 μ , der Länge des Schwanzes 70—90 μ , des Maximumdurchmessers 20—25 μ bezeichnen. Im ganzen zeichnen sich die von mir gemessenen Exemplare durch bedeutendere Größe aus gegenüber den von LEVANDER gemessenen (5 Exemplare), deren Größe 108 μ , Glockenlänge 63 μ , -breite 66 μ , Schwanzlänge 46 μ nicht überschritt und gegenüber den KAHLschen, die im Maximum 150 μ maßen. Alle Tiere besaßen zwei kurzellipsoide Makronuklei. Dies gibt auch LEVANDER an, der aber auch mehrere drei- und vierkernige Tiere gesehen haben will.

Die KAHLschen Merkmale „linke Zirrenreihe stark oder weniger stark vorspringend“ und „Glockenrand weit bzw. nicht ganz so weit abgespreizt“ ließen sich auf das hiesige Material nicht anwenden, da nur geringfügige oder gar keine

Abweichungen vorkamen; insbesondere fand ich keine Exemplare mit weit abgespreizter Glocke.

Zusammenfassend kann man sagen, daß *C. medusala* in bezug auf Größe, Zahl der *Ma* und Ausbildung der Glocke unter den in der Umgebung von Leipzig herrschenden Bedingungen nicht so stark variiert, wie dies KAHL von seinen Formen angibt. Die Exemplare sind in allen Maßen größer als die an anderen Orten gefundenen; Zwergformen fehlen. Sie sind stets mit zwei kurzellipsoiden *Ma* ausgestattet. Der Glockenrand hat nie mehr als 1 Umgang. Die hier beschriebene Form muß als „typisch“ bezeichnet werden; die von KAHL so genannte ist eine nicht überall vorkommende Abart.

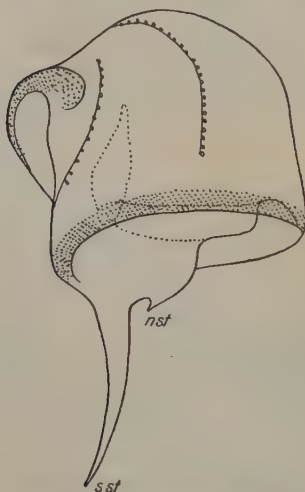


Abb. 35. *Caenomorpha medusala* var. *dentata*. *nst* = Neben-, *sst* = Schwanzstachel. Apochr. 2 mm, K.-Ok. 4. Vergr. = $850 \cdot \frac{1}{2}$.

Caenomorpha medusala var. *dentata* nov. var.
(Abb. 35.)

Diese Form wurde nur dreimal beobachtet. Sie unterscheidet sich von der Hauptform durch einen akzessorischen, kleinen Stachel (*nst*) an der Dorsalseite des Schwanzstachels. Der Glockenrand ist dorsal etwas weiter abgespreizt als bei der Hauptform; die Varietät erinnert in diesem Punkte etwas an KAHLs var. *lata*. Kerne wie bei der Hauptform. Länge 100 μ , Länge der Glocke 55 μ , größte Breite der Glocke 50 μ , Länge des Schwanzstachels 45 μ , des Nebenstachels 5 μ .

Caenomorpha medusala var. *duplex* nov. var.
(Abb. 36 a.)

Sie entspricht in der Verlängerung des Glockenrandes um $\frac{1}{2}$ Umgang KAHLs „typischer Form“. Der Glockenrand ist nämlich über die Ventralseite hinweg bis auf die rechte Körperseite ausgezogen, wo er an der Basis des Schwanzstachels endet. Adorale Zone in gleicher Weise verlängert. *Ma* in Einzahl, kurz ellipsoid. *Mi*? Gesamtlänge 180 μ , Länge der Glocke 84 μ , Breite der Glocke 60 μ , Länge des Schwanzstachels vom Glockenrande ab gerechnet 96 μ , *Ma* $22,5 \times 20 \mu$.

Nur in einem Exemplar gefunden.

Die Tatsache, daß das Tier nur einen Makronukleus besaß, macht die Zugehörigkeit zu *C. medusala* zweifelhaft. KAHLs entsprechende Form (Abb. 24) besitzt vier Makronuklei (nach dem Text drei).

d) *Caenomorpha aculeata* n. sp.

(Abb. 36 b.)

Diese neue Art gleicht *C. medusala* bis auf zwei Punkte: 1. Die Leiste, an der die Zilien (Zirren) der am weitesten ventralwärts gelegenen Reihe inserieren, setzt sich nach hinten in einen vorn dreikantigen, hinten runden, frei abstehenden Stachel fort (Seitenstachel, *sst*). 2. Die undulierende Membran ragt nicht bloß aus der Mundgrube hervor, sondern erstreckt sich über das letzte Drittel der adoralen Zone.

Der einseitig entwickelte Seitenstachel erinnert an die gleiche asymmetrische Bildung bei *Discomorpha* (Abb. 45), mit der das Tier aber verwandtschaftlich nichts zu tun hat. Vielen Sapropezilarien ist eine merkwürdige Neigung zur

Ausbildung von Stacheln und Fortsätzen eigen, deren Bedeutung man bis jetzt noch ziemlich ratlos gegenüber steht (vgl. S. 325).

Der Glockenrand ist dorsal vielleicht etwas mehr eingezogen als bei *C. medusala*, der Schwanzstachel etwas mehr geschweift. Zwei kugelige *Ma*; *Mi* kugelig, dazwischen gelegen.

Nur in fünf Exemplaren beobachtet, von denen nur eines fixiert werden konnte.

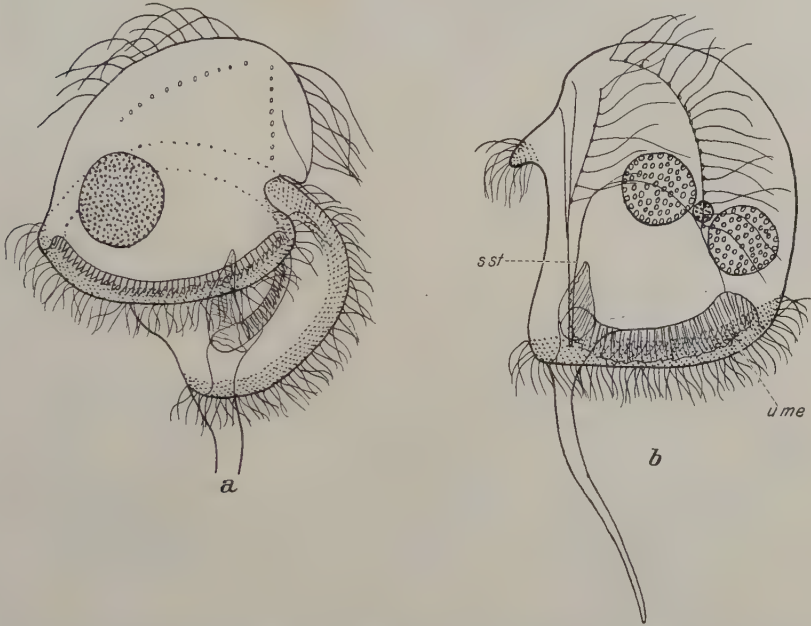


Abb. 36. a *Caenomorpha medusala* var. *duplex* mit $1\frac{1}{2}$ Umgang des Glockenrandes. Imm. $\frac{1}{16}$, Ok. 2. Vergr. = $820 \cdot \frac{2}{3}$. b *Caenomorpha aculeata*. sst = Seitenstachel, ume = undul. Membran. Imm. $\frac{1}{16}$, K.-Ok. 4. Vergr. = $1240 \cdot \frac{2}{3}$.

Übersicht über die Körpermaße.

Gesamtlänge 100 μ .

Länge der Glocke 55 μ .

Breite der Glocke 40 μ .

Länge des Schwanzstachels 45 μ .

Länge des Seitenstachels 25 μ .

Makronukleus 12,5 μ .

Mikronukleus 4 μ .

e) *Caenomorpha parva* n. sp.

(Abb. 37—38.)

Dieses kleine (bis 65 μ), in der Umgebung von Leipzig nicht seltene Tier hat große Ähnlichkeit mit der von KAHL beschriebenen *C. Lauterborni*, von der es sich aber durch das Fehlen der bei dieser Form vorhandenen, dem Glockenrande parallel laufenden, überhängenden Plasmalfalte des Hinterendes unterscheidet. Es gleicht dieser Art 1. in dem Besitz zweier Schwanzstacheln, 2. in der Reduktion der ventralen (bei K. links genannten) Zilien (Zirren)reihe bis auf zwei bis drei Zilien, 3. in den Kernverhältnissen, 4. in der geringen Größe.

Die in Seitenansicht (Abb. 37 *a*) am Vorderpol zugespitzt erscheinende Glocke zeigt sich von der Dorsalseite her (*b*) regelmäßig gerundet, überhalbkugelig; von links gesehen (*c*) überdeckt sie das gesamte Hinterende bis auf die Schwanzstacheln. Die aus vier bis sechs Zilienreihen ($10-15\ \mu$) bestehende Wimperzone des Glockenrandes beginnt an dem hinteren, stumpfen Ende einer den Körper längs durchziehenden Plasmaleiste (*l*); sie senkt sich nur wenig nach hinten, umzieht den Körper also nahezu äquatorial und endet an dem linken Schwanzstachel. Auf der linken Seite der Glocke liegen die zwei Zilienreihen, deren eine, wie erwähnt, bis auf zwei oder dreilange ($40\ \mu$), nach vorn ausgestreckte Zilien reduziert ist, während die andere 12—15 rückwärts gerichtete Zilien trägt. Ein kleines Feld kurzer ($10\ \mu$) Zilien (*sz*) befindet sich an der Basis des linken Schwanzstachels, der aus diesem Grunde mit dem ursprünglichen, einzigen der Caenostachels, der aus diesem Grunde mit dem ursprünglichen, einzigen der Caenostachels,

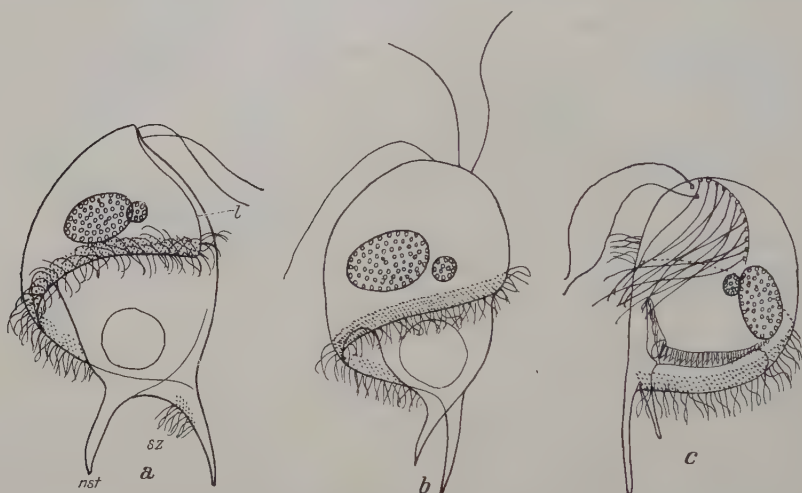


Abb. 37. *Caenomorpha parva*. *a* rechte Seite, *b* Dorsalseite, *c* linke Seite. *l* = Leiste, *nst* = Nebenstachel, *sz* = Schwanzzilien. Imm. $\frac{1}{16}$, K.-Ok. 4. Vergr. = $1240 \cdot \frac{3}{5}$.

morphen homologisiert werden kann; der rechte, die Fortsetzung eines das Hinterende längs durchschneidenden Furches, ist eine sekundäre Bildung.

Wie bei den übrigen Caenomorphen ist die adorale Zone unter dem überhängenden Glockenrande verborgen. Sie besteht aus Membranellen, der sich in der nach vorn gewendeten Mundgrube eine schmale undulierende Membran beigesellt (Abb. 37 *c*). Makronukleus ellipsoid, Mikronukleus kugelig. Vakuole an der Basis der Schwanzstachel.

Übersicht über die Körpermaße.

- Gesamtlänge $60-65\ \mu$.
- Länge der Glocke rechts $24\ \mu$, links $40\ \mu$.
- Breite der Glocke $30-35\ \mu$.
- Länge der Schwanzstachel $20-22\ \mu$.
- Länge der dorsalen Zilien $35-40\ \mu$.
- Länge der Zilien der Wimperzone $10-15\ \mu$.
- Länge der Zilien an der Schwanzbasis $10\ \mu$.
- Makronukleus $13-16 \times 7,5-10\ \mu$.
- Mikronukleus $5\ \mu$.

Konjugation (Abb. 38).

In dem fixierten und mit Methylgrün gefärbten Material fanden sich nur acht Konjugationsstadien. Wie bei allen Caenomorphen zählen Konjugationszustände auch bei *C. parva* zu den größten Seltenheiten. Die geringe Anzahl der beobachteten Konjugationspaare gestattete leider nicht, die Vorgänge im Kernapparat genau zu verfolgen, während die Umbildungsprozesse der äußeren Körperform, die auch bei diesem Tiere sehr weit gehen, besser zu erkennen waren. Sie gleichen fast völlig den oben (S. 236) von *C. medusala* beschriebenen.

Zu Beginn der Konjugation legen sich die Tiere mit ihren Ventralseiten aneinander (Abb. 38 a); die Mundregionen verwachsen miteinander, ebenso die

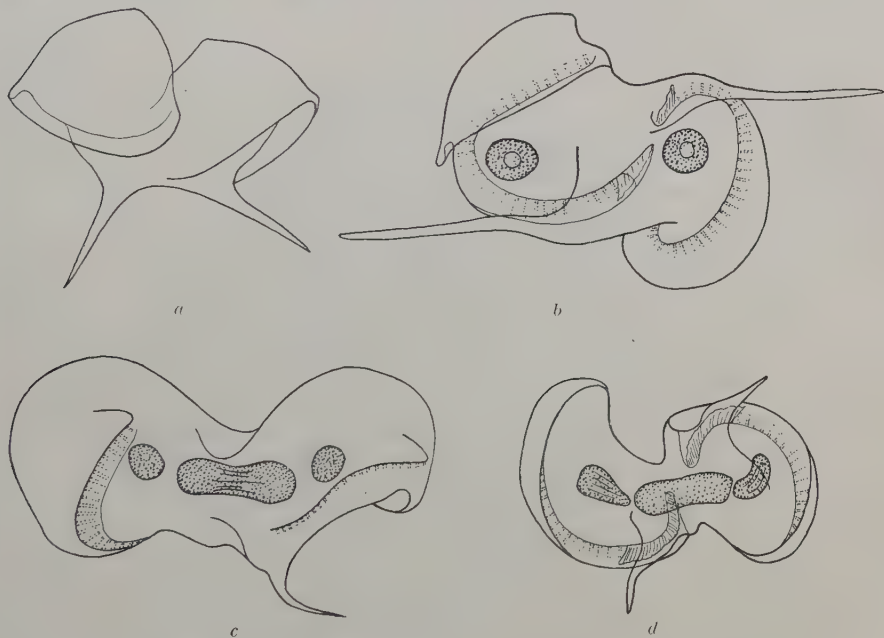


Abb. 38. *Caenomorphia parva*, Konjugation. 4 Stadien. a und d Apochr. 2 mm, K.-Ok. 6. Vergr. = $1020 \cdot \frac{1}{2}$. b und c Imm. $\frac{1}{16}$, K.-Ok. 4. Vergr. = $1240 \cdot \frac{1}{2}$.

rechten Seitenstacheln, die dann sehr bald eingezogen werden. Die Längsachsen der Partner liegen auf diesem Stadium nahezu parallel, die Glocken sind nach vorn, die Schwanzstacheln nach hinten gerichtet. Im weiteren Verlaufe biegen sich die Glocken auseinander (b, c), so daß sie schließlich die entgegengesetzten Pole des Komplexes einnehmen und die Längsachsen zusammenfallen. Die zwischen den beiden Glocken bestehende breite Brücke verkürzt sich allmählich, und schließlich liegen die Glocken wieder dicht zusammen, aber nunmehr voneinander abgewendet (Abb. 38 d). Der noch freie linke Schwanzstachel verkürzt sich, ohne jedoch so weit zu verschwinden wie bei *C. medusala*.

Während bei diesem Tiere gleich im Anfange eine vollständige Verwachsung der letzten Teile der adoralen Zonen erfolgt, bleiben bei *C. parva* die Mundgruben mit den adoralen Zonen bei beiden Tieren erhalten.

Wie bei *C. medusala*, so können auch hier über die Vorgänge im Kernapparat nur Vermutungen angestellt werden. Es scheint, als ob die Mikronuklei nach

Volumenzunahme Pronuklei ausbilden, von denen sich zwei in breiter Brücke (Abb. 38 c, d) miteinander verbinden und vielleicht auf diesem Stadium einen Austausch von Kernmaterial vornehmen. Die Bilder sind den bei *C. medusala* beobachteten äußerst ähnlich, so daß wenigstens das eine behauptet werden kann, daß sie normale Prozesse und keine Mißbildungen darstellen.

7. *Genera Epalxis*, ROUX 1899, *Pelodinium*, LAUTERBORN 1908, *Saprodinium*, LAUTERBORN 1908.

1. ROUX 1899, 1901, Taf. III, Abb. 19. 2. LAUTERBORN 1908, Taf. XLIII, Abb. 29, 30. 3. PÉNARD 1922, Abb. 156—163. 4. KAHL 1926, Abb. O₃—S₃.

(Abb. 39—44.)

In diesem Kapitel soll eine formenreiche Gruppe bizarr gestalter heterotricher Ziliaten besprochen werden, die zu den typischsten Faulschlammvertretern gehören und die in den entsprechenden Gewässern fast niemals fehlen, wenngleich sie, wenigstens in der hiesigen Gegend, gegenüber den Angehörigen der Gattungen *Metopus*, *Caenomorpha* und *Plagiopyla* zurücktreten. In Übereinstimmung mit PÉNARD bin ich der Ansicht, daß die Systematik dieser Gruppe noch vieles Unklare enthält, daß insbesondere die Unterschiede zwischen den in der Überschrift genannten Formen noch nicht feststehen und daß eine monographische Bearbeitung der Gruppe unbedingt erforderlich ist, ehe über die Trennung bzw. Vereinigung der Gattungen entschieden werden kann, woran auch die inzwischen erschienene, umfangreiche Arbeit KAHLs (1926) nicht viel ändert.

Es handelt sich um flachgedrückte Tiere, in *Seitenansicht* scheibenförmig bis gerundet dreieckig, im *Querschnitt* keilförmig, mit scharfer Dorsalkante und breiterer Ventralfäche, am Hinterende, auf der Ventralfäche und am Vorderende häufig mit kurzen, stumpfen oder spitzen *Zacken* oder mit langen, spitzen *Dornen*, mit *stark reduziertem Zilienkleid*. Nichtsdestoweniger erreichen die noch vorhandenen Zilien fast stets eine beträchtliche, in einzelnen Fällen die des gesamten Körpers weit überschreitende Länge. Finden sich in der Ausbildung und Zahl der Körperfortsätze (Dornen), wie auch in der Beschaffenheit des Zilienkleides und in der allgemeinen Körperform auch sehr erhebliche Unterschiede, so wird die gesamte Gruppe gleichwohl gut zusammengefaßt durch die einheitliche, von allen übrigen Heterotrichen weit abweichende *Ausbildung der Mundgegend* und ihrer Organellen: Bei allen findet sich eine pfannenförmige Mundgrube, in der eine geringe Anzahl kräftiger, dreieckiger Membranellen steht. Diese Membranellen sind mit ihrer Schmalseite nach den dem Beschauer zumeist zugewendeten Seitenflächen des Tieres gekehrt, so daß sie leicht, so noch von PÉNARD (1922), für Zirren gehalten werden können, wozu auch die „klappenden“, autonomen Bewegungen der einzelnen Membranellen verführen. Sie sind von LAUTERBORN (1908) als „*kammförmiger Apparat*“ beschrieben worden und haben zu dem Familiennamen Ctenostomidae LAUT. Anlaß gegeben. Nicht allein, weil sich die Existenz eines Zirrenkammes nicht bestätigt hat, sondern auch, weil für die Namengebung der Familien eine möglichst typische Gattung herangezogen werden soll, verdient dieser Name aufgegeben zu werden. Allerdings ist die von POCHE (1913) an ihrer Stelle eingeführte Bezeichnung Discomorphidae ebenso unglücklich gewählt, da die Gattung *Discomorpha* (Abb. 45, 46) keineswegs einen zentralen Typ darstellt, was mehr als von dieser von der Gattung *Epalxis* behauptet werden kann, so daß der Ausdruck Epalcidae wohl angebrachter wäre.

Die Tiere fallen dadurch auf, daß sie beim Schwimmen lebhaft rotieren, dem Beschauer also in rascher Folge bald die schmale, bald die breite Seite zukehren. Im Vorderende befindet sich in der Regel ein schwarzer Körnerhaufen.

a) *Epalxis Penardi* n. sp.
(Abb. 39, 40.)

Dieses Tier fand sich ziemlich häufig in einer Reihe mäßig mit Faulschlamm versehener Gewässer, die zum Teil mit Asche und Küchenabfällen verunreinigt waren (Nr. 5, 6 der Liste auf S. 267). Es hat einige Ähnlichkeit mit PÉNARDS

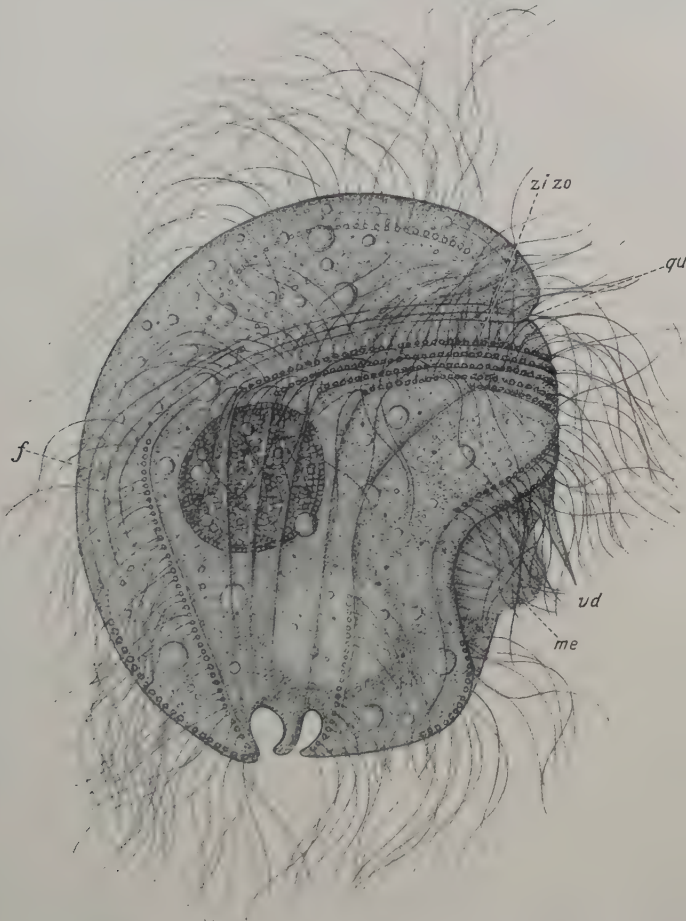


Abb. 39. *Epalxis Penardi*, rechte Seite. *me* = Membranellen, *qu* = Querfurche, *vd* = Ventraldorn, *zizo* = Zilienzone, *f* = Furche. Apochr. 2 mm, K.-Ok. 12. Vergr. = 2000 · $\frac{1}{5}$.

E. mimetica (1922, Abb. 157), eventuell auch mit *E. discoidea* (Abb. 160), weicht jedoch von diesen Formen durch eine Reihe von Merkmalen so weit ab, daß es ratsam erschien, eine neue Spezies aufzustellen, die zu Ehren des verdienstvollen Schweizer Forschers *E. Penardi* genannt werden soll.

Das 40—47 μ lange, 36—40 μ breite, seitlich stark zusammengedrückte, in Seitenansicht scheibenförmige Tier zeigt eine gleichmäßig gerundete Rückenkante, die vorn gegen die im ganzen etwas weniger gewölbte Ventralfläche hin

nicht mit einem Zacken oder Dorn wie bei den meisten übrigen Angehörigen der Gattung, sondern mit einem rundlichen Höcker (Kopfhöcker¹) abschließt (*kh*). Am Hinterende ist die gleichmäßig gerundete, fast kreisförmige Kontur durch zwei tiefe Einkerbungen, auf der Ventralseite außer durch die pfannenförmige Einsenkung der Mundgrube vor allem durch einen 10—18 μ langen, nach hinten geneigten Ventraldorn (*vd*) unterbrochen. Die Rückenkannte ist scharf, die Ventralseite etwas verbreitert, so daß die wahre Form nicht die einer Scheibe, sondern die eines Keiles ist.

Die Rückenkannte stellt, vom Kopfhöcker bis zum Beginn der Einkerbungen am Hinterende gemessen, einen Halbkreis dar. Bei manchen Exemplaren greift sie vorn weniger weit auf die Ventralseite über (Abb. 40) als bei anderen (Abb. 39), wo die quer gelegene Zilienzone (*zi zo*), vor der sie in einer Querfurche (*qu*) abbricht, etwas weiter zurückliegt. Sie ist mit Ausnahme des letzten Fünftels, das 20—30 Zilien trägt, vollkommen unbewimpert; die auf den Seitenflächen stehenden, weiter unten beschriebenen langen Zilien der am weitesten dorsal gelegenen Reihe ragen jedoch weit über die Rückenkannte hinaus und täuschen bei schwacher Vergrößerung und beim lebenden, nicht festgelegten Tiere leicht eine vollständige Bewimperung der Dorsalkannte vor. Es ist deshalb nicht unwahrscheinlich, daß z. B. die von PÉNARD in mehreren Abbildungen gezeichneten Dorsalzilien ähnlicher Formen (Abb. 156—158) auf einer solchen Täuschung beruhen. Die Dorsalkannte wird auf der linken Seitenfläche (Abb. 40) von einer feinen parallelen Streifung (*str*) begleitet, die sonst bei keiner anderen Art der Gattung vorhanden zu sein scheint, vielleicht *E. mimetica* PÉNARD ausgenommen, bei der eine der Dorsalkannte parallele, krenelierte Linie beschrieben wird.

Die rechte Seitenfläche (Abb. 39) zeigt die für die Gattung außerordentlich kennzeichnende, aus fünf Reihen bestehende, quer zur Längsachse gestellte Zilienzone (*zi zo*) mit den großen ($\frac{3}{4}$ —1 μ), runden Basalkörnern. Die vorderste Reihe ist die längste, die folgenden nehmen an Länge immer mehr ab; das mit Basalkörnern bestandene Feld erscheint deshalb bei schwacher Vergrößerung keilförmig zugespitzt. Eine jede Reihe setzt sich in eine dem Hinterende zustrebende Leiste fort; die vordersten vier sind fast im rechten Winkel von der zugehörigen Zilienreihe abgelenkt und zilienlos, die hinterste verläuft mehr bogenförmig in die Zilienreihe und ist hinten mit 20—25 Zilien besetzt. Die fast rechtwinklige Abknickung der Leisten erinnert sehr an *E. mimetica* und *E. antiquorum*, bei denen aber angeblich nur einige Zilienreihen sich in derartige Leisten fortsetzen; bei *E. striata* laufen alle fünf Leisten in weiten Bögen in die Zilienreihen ein. Eine weitere Leiste beginnt an der Einschnürung des Kopfhöckers, läuft parallel zu den Zilienreihen und biegt in Körpermitte, von hier ab mit Zilien versehen, nach hinten zu ab. Der eingebuchteten rechten Ventralkannte läuft eine letzte, vorn mit Zilien bestandene Leiste parallel; die Ventralkannte selbst ist vor und hinter der Einbuchtung bewimpert. Am Vorderende scheint häufig eine auf der linken Seite liegende Reihe hindurch (Abb. 39, oben).

Die linke Körperseite (Abb. 40) wird von drei langen Zilienreihen durchzogen, von denen die zwei dorsalwärts gelegenen gebogen sind, während die ventralwärts gelegene gestreckt ist. Die am weitesten dorsal gelegene ist öfters länger als in Abb. 40 gezeichnet (Abb. 39, durchscheinend). Kurz hinter dem Kopfhöcker *kh* treten die fünf Zilienreihen der oben beschriebenen Zilienzone auf die linke Seite über und brechen dann gleichmäßig ab. Flache Furchen verlaufen von ihrem Ende dorsalwärts; zwei von ihnen münden in die Zilienreihen ein, die anderen laufen als feine Streifung *str*, wie bereits erwähnt, dem Dorsalrande parallel. Die

¹ Der Ausdruck wird in Analogie zu der sonst üblichen Bezeichnung Kopfdorn gebraucht.

linke Ventralkante ist hinten, ebenso wie die der entgegengesetzten Seite, bewimpert (15—20 Zilien). Vor der Mundgrube trägt sie einen langen, spitzen Dorn (*vd*).

Am *Hinterende* schneiden zwei runde Kerben tief in das Plasma ein, zwei äußere und einen inneren Zacken bildend. Bisweilen ist ihre Ausbildung weniger regelmäßig als in Abb. 39 angegeben, indem nur eine (Abb. 40) oder überhaupt keine der beiden Kerben die linke Körperseite erreicht. Es ist auch PÉNARD aufgefallen, daß die rechte Seite bei manchen Vertretern der Gattung zu ausgedehnt

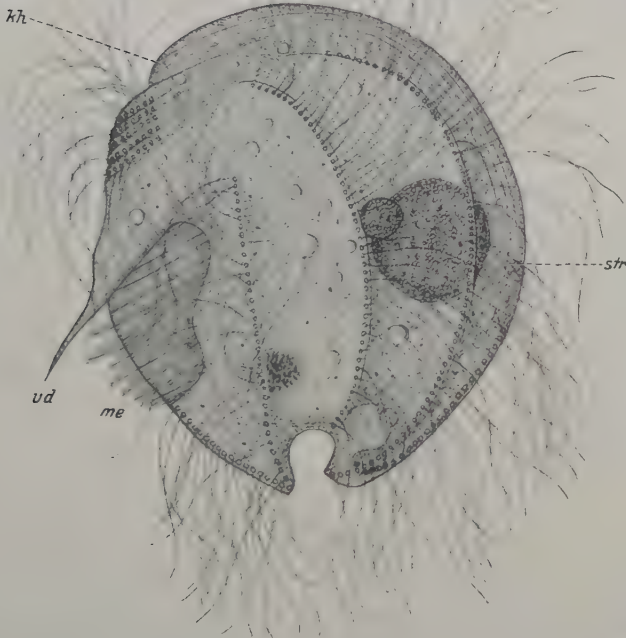


Abb. 40. *Epalxis Penardi*, linke Seite. *kh* = Kopfhöcker, *str* = Streifung, *me* = Membranellen, *vd* = Ventraldorn. Apochr. 2 mm. K.-Ok. 12. Vergr. = 2000 · $\frac{1}{5}$.

terer Zacken- und Kerbenbildung neigt (*E. elliptica*, *E. exigua*). Sämtliche Beobachter stimmen ferner darin überein, daß die Zackenbildung bei ein und derselben Form großen Unregelmäßigkeiten unterliegt; man gewinnt den Eindruck, daß die Tiere in der Ausbildung dieses Formenmerkmals noch nicht zum Abschluß gekommen sind.

Auf der rechten Seite treten von den Zilienreihen der Seitenfläche zwei (Abb. 39), auf der linken Seite drei, auf die Zacken über (Abb. 40).

Sämtliche *Körperzilien* sind von beträchtlicher Länge, wenn sie auch nicht das außergewöhnliche Maß der bei gewissen anderen Formen (*E. longiciliata*, *E. flagellata* u. a.) beobachteten erreichen. Sie messen 15—25 μ , sind also zum Teil mehr als halbkörperlang.

Die *Mundgrube* trägt 12—15 dreieckige, schräg zur Längsachse inserierte Membranellen (*me*). Der Mund liegt am vorderen Ende der Mundgrube.

Der *Makronukleus* ist kugelig bis kurz ellipsoid ($10\ \mu$ bzw. $13 \times 11\ \mu$); öfters ist ein kugeliges Binnenkörper zu beobachten. Der kugelige Mikronukleus ($3,5\ \mu$) liegt ihm eng an (Abb. 40).

Kontraktile Vakuole am Hinterende.

Epalxis Penardi steht den Arten *antiquorum* PÉN., *mimetica* PÉN., *Sapro-dinium* (?) *tortum* KAHL (= *Epalxis mimetica* PÉN.?) morphologisch nahe. Über die Unterschiede unterrichtet folgende Übersicht:

	Penardi	mimetica	antiquorum	tortum
1. Kopfhöcker oder -dornen?	Kopfhöcker	Kopfdorn	ebenso	ebenso
2. Ventralhöcker oder -dornen?	1 Ventral-dorn	2 Ventral-höcker	1 Ventral-dorn	2 Ventral-höcker
3. Reihen der Zilienzone auf der rechten Seite in nach hinten verlaufende Leisten verlängert? Anzahl.	5, rechtwinkl. geknickt	2, rechtwinkl. geknickt	3, flach abgebogen	5 (?), scharf abgebogen
4. Zacken am Hinterende (rechts)	3, eng beieinand. lieg.	4, weit auseinander	3, ebenso	3, ebenso
5. Seitenansicht	fast kreisf.	ellipt., hint. abgestutzt	ebenso	ebenso
6. Besonders lange Zilien am Hinterende?	fehlen	vorhanden	ebenso	fehlen
7. Makronukleus	1	1	3 bis 1	2

b) *Epalxis elliptica* PÉNARD.

(Abb. 41a.)

Zu dieser Art, von der PÉNARD eine kurze Beschreibung und eine Zeichnung (Abb. 158) gibt, möchte ich die in Abb. 41 a abgebildete Form stellen und damit gleichzeitig zum Ausdruck bringen, daß ich die von KAHL (1926, S. 407) angedeutete Identifikation mit *E. striata* für unberechtigt halte. Allerdings schwächt PÉNARD selbst den Wert seiner Zeichnung durch die Bemerkung ab, daß alle seine Skizzen von diesem Tiere (3) beträchtlich voneinander abweichen. Seine Beschreibung aber enthält den durchaus zutreffenden Hinweis auf zwei sehr charakteristische Eigentümlichkeiten der Form: Der Hinterrand der linken Seite ist breit gerundet, der der rechten Seite aber tief ausgehöhlt, so daß zwei nach hinten oft vorragende Zacken entstehen.

Das $42 \times 27\ \mu$ große Tier besitzt einen gerundeten, durch eine Querrfurche eingeschnürten Kopfhöcker (*kh*), bisweilen zu einer ganz schwach angedeuteten Spitze ausgezogen, und einen sehr langen ($12\ \mu$), gleichmäßig dünnen Ventraldorn (*vd*). Das fünfreihe Zilienband liegt ventral und links auf einem niedrigen (nach PÉNARD etwas höheren) Wulst; rechts läuft es nach hinten in fünf zilienfreie Leisten aus. Links liegen wie bei der vorigen Form drei Zilienreihen, von denen die mittlere am längsten ist. Zwei kugelige Makronuklei ($8\ \mu$), dazwischen

der ebenfalls kugelige Mikronukleus ($3,5 \mu$). Mehrere kontraktile Vakuolen in der Nähe der Mundgrube.

Mit PÉNARDS Form hat das Tier folgendes gemeinsam: 1. Der Hinterrand der linken Seite ist breit gerundet, der der rechten Seite tief eingebuchtet. 2. Der Kopfhöcker ist kurz, kaum zugespitzt. 3. Ein Ventraldorn ist vorhanden. 4. Das Zilienband liegt auf erhabenem Wulste. 5. Die kontraktilen Vakuolen liegen in der Nähe der Mundgegend.

Die Abweichungen von dieser Form bestehen vor allem in folgendem: 1. Zwei *Ma* (nach PÉNARD einer). 2. Mehrere kontraktile Vakuolen (nach PÉNARD eine sehr große). 3. PÉNARDS Form besitzt zwischen der rechten und der linken Seitenfläche am Hinterende einige akzessorische Stacheln, die unserer fehlen; doch bemerkt PÉNARD selbst, daß die von ihm beobachteten Exemplare in der Ausgestaltung des Hinterendes variierten. 4. Die Dorsalkante ist nur teilweise, nach PÉNARD gänzlich bewimpert.



Abb. 41. *a* *Epalxis elliptica*. *kh* = Kopfhöcker, *vd* = Ventraldorn. Apochr. 2 mm, K.-Ok. 12. Vergr. = $2000 \cdot \frac{1}{2}$. *b* *E. striata*. Apochr. 2 mm. K.-Ok. 18. Vergr. = $3000 \cdot \frac{1}{2}$. *c* *Pelodinium reniforme*, nach LAUTERBOEN.

KAHLS *E. striata* unterscheidet sich sowohl von PÉNARDS Form wie auch von der von mir beobachteten 1. durch das Fehlen der Einbuchtung der rechten Körperseite am Hinterende. KAHLS Form besitzt eine Aushöhlung der Hinterfläche, welche weder die rechte, noch die linke Seite erreicht; diese Eigentümlichkeit ist vollkommen richtig beobachtet, ich habe sie bei der im folgenden Abschnitt beschriebenen, mit KAHLS *E. striata* identischen Form stets gefunden, 2. durch den kaum angedeuteten Kopfhöcker, 3. durch das Fehlen der wulstartigen Erhebung der Zilienzone, 4. durch die Lage der kontraktilen Vakuole (am Hinterende).

c) *Epalxis striata* KAHL 1926.
(Abb. 41b.)

Das Hauptcharakteristikum dieser Art ist 1. die geringe Ausbildung des Kopfhöckers, der bei den in der hiesigen Gegend vorkommenden Formen vollkommen fehlt, 2. der Mangel an Zacken am Hinterende, 3. eine zwischen der rechten und der linken Seite am Hinterende gelegene breite und tiefe, aber schmale Einbuchtung.

Der Körper ist von den Seiten her gesehen eiförmig; die Dorsalkante ist stark, die Hinterkanten sind schwach gewölbt, die Ventralkante ist fast geradlinig. Vor

der Mundgrube erhebt sich ein (nach KAHL „scheinbar“ zwei) langer, nach hinten geneigter Dorn; hinter ihr liegt eine stumpfe, höckerige Erhebung. Die Zilienzone ist kurz, sie tritt nicht auf die linke Seite über; rechts laufen ihre Reihen in fünf flache, in sanften Bögen ansetzende Furchen aus. Nach KAHL kommen die Zilien dieser Reihen aus „Öffnungen“ heraus, was ich ebensowenig bestätigen kann wie die Angabe, daß sich die Zahl der Zilien von der vordersten Reihe ab regelmäßig um zwei vermindere; bei meinen Formen betrug die Verminderung von Reihe zu Reihe je drei und mehr. Auf der Ventralseite steht eine (in Abb. 41 *b* an den großen, länglichen Basalkörnern kenntliche) Reihe von 18—20 langen (20μ) Zilien. KAHL zeichnet nur zwei solcher „Spezialwimpern“. Die rechte Seite trägt sowohl auf dem hinteren Abschnitt der Dorsalkante als auch auf dem der Ventralkante kurze (18—20 bzw. 12—15 μ) Zilienreihen (nach KAHL fehlt die ventrale). Es sind zwei kugelige (4μ) Makronuklei vorhanden; *Mi*? Kontraktile Vakuole groß, am Hinterende. 11 Membranellen.

Länge 21 μ , Breite 17 μ , Länge der Zilienzone 7—8 μ .

d) *Epalxis antiquorum* PÉNARD var. nov.

(Abb. 42.)

Im folgenden seien zwei Formen kurz erwähnt, die ich leider nur je zwei- bzw. dreimal gesehen habe; von jeder besitze ich ein Präparat, nach dem die Zeichnungen hergestellt sind. Die Zugehörigkeit zu der angegebenen Art ist nicht ganz sicher; da aber auch PÉNARD seine Form nur in „vier oder fünf“ Exemplaren angetroffen hat und nur eine unvollständige Beschreibung gibt, ist eine Entscheidung noch unmöglich.

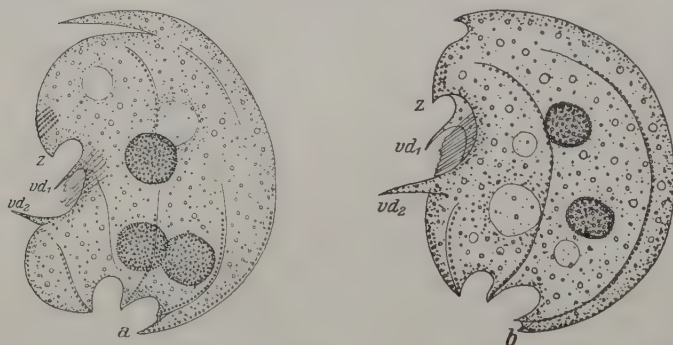


Abb. 42. Zwei Formen von *Epalxis antiquorum*. *a* mit langem, *b* mit kurzem Kopfdorn. *vd* = Ventraldornen, *z* = Zacken. *a* Apochr. 2 mm, K.-Ok. 12. Vergr. = $2000 \cdot \frac{1}{3}$. *b* Apochr. 2 mm, K.-Ok. 6. Vergr. = $1020 \cdot \frac{1}{2}$.

Wie PÉNARDS *E. antiquorum* besitzen unsere Formen einen mäßig bis stark ausgeprägten Kopfdorn, drei oder zwei Makronuklei und ein mit Zacken versehenes Hinterende. Kennzeichnend, aber mit PÉNARDS Befunden anscheinend¹ nicht übereinstimmend, ist die Beschaffenheit der Ventralfäche in der Mundgegend. Sie besitzt hier zwei Dornen ($vd_{1,2}$) und einen Zacken (*z*), dieser und der kleinere, nach hinten geneigte Dorn *vor*, der quer abgespreizte größere *hinter* der Mundgrube. Der dorsale Zacken des Hinterendes erscheint zweigipfelig.

Länge 65—70 μ , Breite 45—50 μ ; Makronukleus 10 μ ; Zilien 20 μ .

¹ Völlige Klarheit ist aus PÉNARDS Angaben nicht zu erlangen.

Anfänglich hielt ich die Tiere für verkümmerte Exemplare von *Saprodinium dentatum* (Abb. 43); die wiederholt angetroffene, völlig übereinstimmende Ausbildung der Hauptcharaktere, insbesondere der Zacken am Hinterende und der Ventraldornen veranlaßte mich, diese Meinung aufzugeben.

e) *Saprodinium dentatum* LAUTERBORN 1908.

(Abb. 43.)

1. LAUTERBORN 1908, Taf. XLII, Abb. 23, 24. 2. PÉNARD 1922, Abb. 146.
3. KAHL 1926, Abb. T₃.

Die Gattung *Saprodinium* erscheint in mehrfacher Beziehung als die Fortsetzung der in der Gattung *Epalxis* zu verfolgenden Formenreihe. Als die haupt-

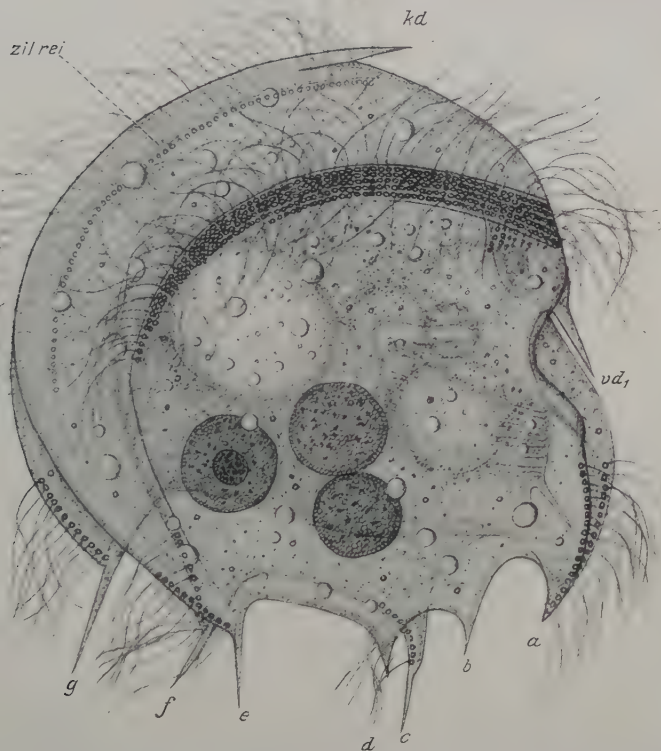


Abb. 43. *Saprodinium dentatum*, rechte Seite. *a-g* = Dornen und Zacken des Hinterrandes. *kd* = Kopf-, *vd*₁ = Ventraldorn 1. *zilrei* = Zilienreihe der linken Seite, durchschimmernd. Apochr. 2 mm, K.-Ok. 8. Vergr. = 1250 · 4/5.

sächlichsten Bezugspunkte seien außer der Übereinstimmung der Körpergestalt erwähnt: 1. Die (hier vollendete) Auflösung des Hinterendes in Zacken und Dornen, die innerhalb der Gattung *Epalxis* bereits angebahnt ist, 2. die Neigung zur Ausbildung mehrerer ventraler Zacken und Dornen und eines spitzen Kopfdornes, die bei den Vertretern der Gattung *Epalxis* in verschieden hohem Maße

angetroffen wurde und die bei *Saprodinium* ihren höchsten Grad erreicht, 3. die Reduktion der lateralen Zilienreihen, die bei *Saprodinium* so weit gediehen ist, daß auch die von den Reihen der Zilienzone ausgehenden Leisten geschwunden sind, eine Entwicklung, die ebenfalls innerhalb der Gattung *Epalxis* schon angebahnt wird.

Als die morphologisch nächststehenden Arten von *Epalxis* können *E. antiquorum* mit der in dieser Arbeit beschriebenen Varietät (Abb. 42), *E. mimetica* und besonders die scheibenförmigen Arten *E. uncinata* und *flagellata*, sämtlich von PÉNARD aufgestellt, bezeichnet werden. Die Ähnlichkeit mit verschiedenen dieser Formen ist so groß, daß man sich fragen muß, ob eine Trennung der beiden Gattungen nach den neueren Kenntnissen überhaupt noch möglich ist. Auf diese Frage wird nach kurzer Beschreibung des Tieres in dem Schlußabschnitt eingegangen werden.

Die *Körpergestalt* ist wie bei *Epalxis* keilförmig, in Seitenansicht scheibenförmig; die gleichmäßig gerundete Dorsalkante ist zugespitzt, die durch die

Zacken oder Dornen und durch die Mundgrube unterbrochene Ventralseite, sowie das in sieben Zacken oder Dornen aufgelöste Hinterende verbreitert.

Die *Dornen*, das auffälligste Merkmal der Gattung, verteilen sich auf drei Körperbezirke: Am Vorderende steht ein wohl stets sehr spitzer, quer gestellter oder etwas ventralwärts geneigter Kopfdorn (*kd*). Drei weitere, nach hinten geneigte Dornen stehen auf der Ventralseite (*vd*), zwei von ihnen vor und einer hinter der Mundgrube (Abb. 44a); meist sind sie scharf zugespitzt, es kommen aber auch Formen vor, wie in Abb. 44b, die den hinter der Mund-

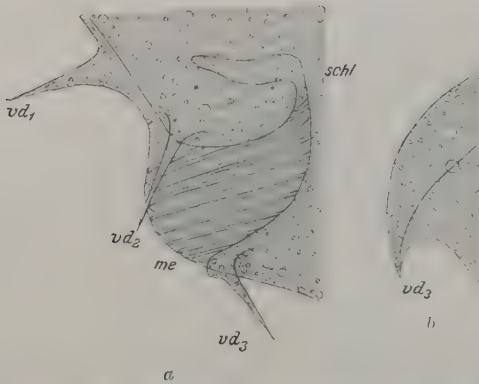


Abb. 44. *Sapr. dentatum*. a Ventraldornen (*vd*₁₋₃) mit Mundgrube (*me* = Membranellen) und Schlund *schl*. b Hinterster Ventraldorn eines Tieres. Apochr. 2 mm, K.-Ok. 18. Vergr. = 3000. $\frac{2}{3}$.

grube stehenden Dorn eines Tieres darstellt. Die Anzahl und die Verteilung der Ventraldornen entspricht genau der oben von *E. antiquorum* (Abb. 42) beschriebenen. Das Hinterende trägt sieben Dornen. LAUTERBORN spricht von acht, zeichnet aber sieben, wie auch KAHL. PÉNARD zeichnet in zwei Abbildungen sieben und acht Dornen. Der Hinterrand der rechten Körperseite (Abb. 43) trägt die vier Dornen *a*, *b*, *d*, *e*; der Hinterrand der linken Seite die Dornen *c* und *f*; zwischen der rechten und linken Körperseite ist die Hinterfläche des Tieres zu einer tiefen und langen, aber schmalen Mulde eingedrückt (vgl. auch *Epalxis striata*, Abb. 41 b), die dorsal mit dem Dorn *g* abschließt. Die Gestalt der Dornen des Hinterendes wechselt; bisweilen fehlen nämlich die in Abb. 43 den Zacken *c*, *e*, *f*, *g* aufsitzenden, deutlich abgesetzten Dornen gänzlich, bisweilen sind sie nur bei einigen von ihnen oder auch bei anderen Zacken entwickelt. Die Zacken *c*, *e*, *f*, *g* sind bis zur Basis der aufgesetzten Enddornen bewimpert (8—12 Zilien), der Zacken *a* ist bis zur Spitze bewimpert (zwei Reihen, 16—20 Zilien, die nach der Spitze hin konvergieren).

Die *rechte Körperseite* (Abb. 43) ist bis auf die fünf Reihen der Zilienzone gänzlich unbewimpert. Die gegenteilige Angabe KAHLs, der am Rande der Dor-

salkante eine geschlossene Reihe von Zilien beschreibt, habe ich bei der Nachprüfung nicht bestätigt gefunden; auch der Kopfdorn ist entgegen KAHLs und PÉNARDS Zeichnungen unbewimpert. Die Verhältnisse sind von LAUTERBORN bereits zutreffend geschildert worden; die anders lautenden Angaben seiner Nachfolger erklären sich daraus, daß die auf der *linken* Seite dem Dorsalrande parallel laufende Zilienreihe (*zil rei*) durch den hier blattartig dünnen Körper hindurchschimmert. Die fünf Reihen sind verschieden lang (von vorn nach hinten um je vier bis sechs Zilien kürzer), so daß sich die Zone dorsalwärts zuspitzt; ihre Zilien sitzen auf $1\ \mu$ großen, runden Basalkörnern. Sie tritt auf die Ventralseite über und endet ziemlich unvermittelt am Rande der linken Körperseite. Eine vor der Zilienzone liegende Falte verlängert sich bis in die Nähe des Dornes *e*, die einzige Skulptur der rechten Seitenfläche.

Die *linke Körperseite* ist bis auf die in Abb. 43 gezeichnete, durchschimmernde, der Dorsalkante parallel laufende Zilienreihe (*zil rei*) vollkommen unbewimpert; die Zilienzone tritt nicht auf die Seitenfläche über. Auch diese Körperseite war bei meinen Exemplaren glatt; KAHL hat „nur schwache Grenzlinien der ehemaligen Leisten“ gesehen. LAUTERBORN zeichnet eine Zilienreihe.

Die tief eingesenkte ($20\ \mu$) *Mundgrube* ist mit 10–12 schräg zur Längsachse stehenden Membranellen ausgestattet. An ihr innerstes, vorderes Ende schließt sich im rechten Winkel der spaltförmige Schlund an (Abb. 44 a, *schl*, 43).

Im Entoplasma liegen die drei oder zwei kugligen ($12\ \mu$) *Makronuklei*; der $4\ \mu$ messende Mikronukleus liegt einem Großkern eng an. Die *kontraktile Vakuole* liegt auf der rechten Seite der Mundgrube.

Länge 50–80 μ ; Breite 50–72 μ ; Körperzilien 11–15 μ ; Zilien der Zilienzone 17 μ ; Membranellen 18–21 μ hoch; Kopfdorn 11–13,5 μ ; vorderer Ventraldorn 7–12 μ .

Die *morphologischen Beziehungen zu der Gattung Epalxis* bestehen in folgenden Übereinstimmungen:

1. Der Körper ist keilförmig nach der Dorsalkante hin zugespitzt.
2. Die Dorsalkante ist gerundet, die Ventralseite meist flach, durch die pfannenartige Vertiefung der Mundgrube unterbrochen, der Hinterrand neigt zu Zacken- und Dornbildungen, bei *Saprodinium* mehr, bei *Epalxis* weniger.
3. Das Vorderende zeigt bei *Saprodinium* stets, bei *Epalxis* meist einen Kopfdorn bzw. -höcker.
4. Eine aus fünf an Größe nach hinten zu abnehmenden Zilienreihen bestehende quergestellte Zone ist vorhanden.
5. In der bei beiden Gattungen gleich ausgebildeten Mundgrube stehen wenige (bis 20) Membranellen, schräg zur Längsachse.
6. Die Mitte der Hinterfläche ist rinnenartig eingedrückt (innerhalb der Gattung *Epalxis* bei *striata*, *mirabilis*).
7. In der Nähe der Mundgrube stehen stets ein bis drei Ventraldornen; sind es drei (*S. dentatum*, *E. antiquorum*), so ist ihre Anordnung stets die gleiche.
8. Der Makronukleus besteht aus drei, zwei oder einem Stück. Die außergewöhnliche Zahl drei findet sich bei *S. dentatum* und *E. antiquorum*.
9. Auf den Zacken stehen Reihenrudimente von Zilien.
10. Die auf der linken Seite der Dorsalkante parallel laufende Zilienreihe von *S. dentatum* entspricht vollkommen der bei einigen Arten von *E.* (*Penardi*, *elliptica*, *anatina*) vorhandenen.

Die *Unterschiede* sind weit geringfügiger:

1. *Saprodinium* besitzt auf den Seitenflächen keine Zilienlängsreihen; nur ihnen entsprechende *Längsleisten* sind (nach KAHL) zum Teil noch vorhanden. Die Längsreihen sind jedoch bereits bei manchen Angehörigen der Gattung *Epalxis* zum Teil oder ganz geschwunden (*E. antiquorum*, *longiciliata*, *discoidea*, *uncinata*, *flagellata*, *anatina*).
2. Bei keiner Art von *Epalxis* zeigt das Hinterende so stark ausgesprochene Zackenbildung wie bei *Saprodinium* (vgl. aber *E. antiquorum* [Abb. 42], *mimetica*).

Die von LAUTERBORN (1908) aufgestellte Tabelle: Kopfdornen vorhanden. . . . *Saprodinium*, Kopfdorn fehlend. . . *Epalxis* ist hinfällig geworden.

KAHLS Unterschiede: 1. Rückenleiste rechts ganz bewimpert, 2. Zacken rechts zum Teil bewimpert, auf die Zahl zwei reduziert und spitz, 3. ventraler Zacken (*a* in Abb. 43) groß, greifen nicht durch. Punkt 1 beruht, wie oben angeführt, auf einem Irrtum. Punkt 2: Bewimperte und zugespitzte Zacken der rechten Seite kommen auch bei *E. Penardi*, *antiquorum*, *mimetica* vor. Die Zahl zwei scheint nicht konstant zu sein (PÉNARD, S. 166). 3. Sehr große Zacken *a* besitzt auch *E. antiquorum*.

Was die Gattung *Pelodinium* LAUTERBORN 1908 anbetrifft, die ich nicht aus eigener Anschauung kenne, so ist, wie aus der beigegeführten Abb. 41c hervorgeht, die Abgrenzung gegen *Epalxis* noch unsicherer.

Wahrscheinlich gehören alle diese Formen einer einzigen Gattung an, für die der ältere Name *Epalxis* ROUX 1899 zu gelten hätte. Hierüber muß eine monographische Bearbeitung der Formenreihe entscheiden.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Gruppe zu den anderen heterotrichen Ziliaten liegen noch sehr im Dunkeln. Es ist möglich, daß in den Reihen der quergestellten Zilienzone und ihren leistenartigen Verlängerungen Teile einer ehemaligen adoralen Zone vorliegen, die wegen vielleicht erfolgter Verlagerung des Mundes den Zusammenhang mit der Mundgrube verloren haben und deshalb in ihrem hinteren Abschnitt zilienlos geworden sind. Die ganze Anlage befindet sich dem Anschein nach in der Auflösung. Nimmt man dies an, so könnte vielleicht die vor der Zilienzone gelegene Querfurche (Abb. 39 qu), neben der oft noch einige parallele Reihenrudimente in Gestalt schwach angedeuteter Furchen vorhanden sind (Abb. 39 f), als das Homologon der bei *Metopus* auf dem vorderen Peristomrande entlang ziehenden Wimperzone *wz* aufgefaßt werden. Auch Anklänge an die für das Genus *Metopus* so charakteristische Torsion scheinen (bei *Saprodinium tortum* KAHl) noch vorhanden zu sein.

Die von *Metopus* verschiedene seitliche Abflachung zur Keilform ist vielleicht als Anpassung an den speziellen Lebensraum und an das Leben im Schlamm aufzufassen (Prinzip des Schneepfluges). Der Versuch, die Zacken- und Dornbildungen als funktionelle Anpassungen zu deuten, scheitert nicht zuletzt an der regellosen Vielgestaltigkeit und der geringen Konstanz dieser Bildungen, selbst bei Vertretern derselben Spezies. Wahrscheinlicher ist, daß wir hier eine phylogenetisch junge Gruppe vor uns haben, die mitten in einer Periode mutativer Umwandlungen steht.

8. *Discomorpha* LEVANDER 1894.

(Abb. 45—50.)

1. LEVANDER 1894, S. 55—61, Taf. III, Abb. 26, 27. 2. LAUTERBORN 1908, S. 659—662, Taf. XLIII, Abb. 21, 22. 3. PÉNARD 1922, Anmerkung zu S. 160. 4. KAHl 1926, S. 414—416, Abb. V₃b.

Von allen Sapropeziliaten entfernen sich die *Discomorpha*-Arten am weitesten von der Grundform eines Ziliaten; sie übertreffen in diesem Punkte selbst *Saprodinium dentatum* und die *Caenomorpha*-Arten. Wenn man als hypothetische Grundform der Heterotrichen, zu denen sie gestellt werden müssen, ein ellipsoides Tier mit meridionalen bzw. schwach spiraligen Zilienreihen und mit einer vom Vorderpol bis in Körpermitte reichenden Membranellenzone ansieht, so ist von diesen Merkmalen bei *Discomorpha* fast nichts mehr wiederzufinden.

Die ellipsoide Gestalt hat einer seitlich komprimierten, scheibenförmigen Platz gemacht. Die Zilienreihen sind bis auf unscheinbare Reste reduziert, und auch von der Membranellenzone sind nur noch die unmittelbar in der Mundgrube

gelegenen Membranellen erhalten. Dazu kommt eine auffällige Asymmetrie, die sich am schlagendsten durch die einseitige Ausbildung eines großen lateralen Stachels (*ld*) kundgibt. Offenbar liegt hier das Ergebnis von Drehungen vor, die „schwer zu erklären sind“ (LEVANDER, S. 56). An die *Saprodinium*-Arten erinnert der spitze Kopfdorn (*kd*).

In den Gewässerproben bewegen sich die Discomorphen ruhig und gleichmäßig in Detritushaufen, unbeholfen und unter Rotation hin- und herpendelnd, sobald sie aufgescheucht rasch durch das Wasser ziehen. Unter den Sapropelziliaten zählen sie zu den selteneren Erscheinungen.

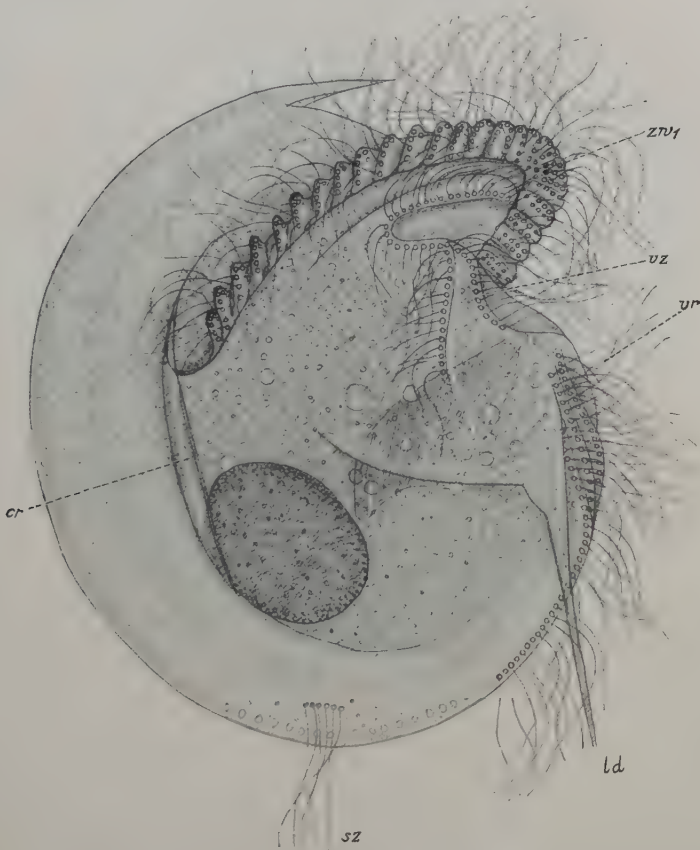


Abb. 45. *Discomorpha Lauterborni*, rechte Seite. *cr* = Crista, *ld* = Lateralhorn, *sz* = Schwanzziliien, *vr* = Ventralreihen, *vz* = S-förmige Zilienreihe d. Ventralseite, *zv1* = Zilienwulst 1. Apochr. 2 mm, K.-Ok. 8. Vergr. = 1250 · $\frac{1}{8}$.

a) *Discomorpha Lauterborni* n. sp.
(Abb. 45–50.)

Die von LEVANDER in Finnland, von LAUTERBORN in der oberrheinischen Tiefebene und von KAHL in der Umgebung von Hamburg angetroffene *D. pectinata* kommt in der hiesigen Gegend merkwürdigerweise nur sehr vereinzelt vor;

ihre Stelle wird hier von einer abweichenden Form eingenommen, die im folgenden beschrieben werden soll.

Die *Körpergestalt* des Tieres entspricht dem Typus der Gattung; in Seitenansicht erscheint es scheiben-, im Querschnitt keilförmig. Stets ist die Dorsalkante schön gleichmäßig gerundet. Die Rundung erstreckt sich aber, anders als bei *Saprodinium*, vom Vorderende, das einen spitzen, quer oder wenig nach hinten gerichteten Dorn (*kd*) trägt (12–20 μ), über die Dorsal- und die hintere Seite

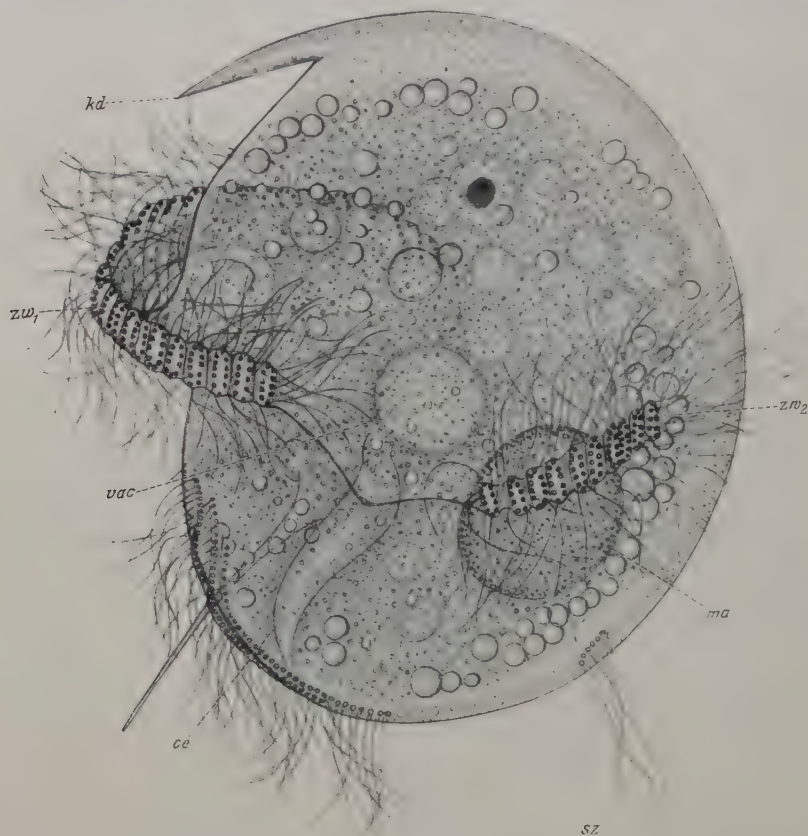


Abb. 46. *Discomorpha Lauterborni*, linke Seite. *ce* = Canalis excretorius, *kd* = Kopfdorn, *ma* = Makronukleus, *sz* = Schwanzzilien, *vac* = Vakuole, *zw1,2* = Zilienwulst 1 u. 2. Apochr. 2 mm, K.-Ok. 8. Vergr. = 1250 · 4/5.

bis auf die Ventralseite, in deren Mitte sie durch die Mundgrube und einen weit vorgestreckten Zilienwulst (*zw1*) unterbrochen wird; der Umriß ist also bis auf die erwähnten Unterbrechungen fast kreisförmig. Im Querschnitt (Abb. 48) erscheinen die Tiere flach zusammengedrückt; der Dorsalrand ist zu einer unvermittelt ansetzenden, dünnen Lamelle ausgezogen, die Ventralseite verbreitert. Die Zone messerartiger Zuschärfung erstreckt sich, wie aus Abb. 45 und 46 an dem hyalinen Aussehen zu erkennen ist, auch auf das Vorder- und Hinterende. Der Körper läßt sich also mit einem Wiegemesser vergleichen; der zugeschärfen

Kante kommt eine wichtige Funktion beim Auseinanderdrängen der lockeren Schlammpartikel zu, indem die Tiere sich mit der dorsalen und vorderen Kante voran fortbewegen. Außer dem Kopfdorn besitzt das Tier auf der rechten Seite einen langen, nach hinten gerichteten Plasmadorn, der auf einem kegelförmigen Sockel entspringt (Abb. 45 *ld*).

Das *Ektoplasma* ist sehr dünn; unter der Pellicula liegt nur eine schmale Zone dichter Corticalplasmas (Abb. 48). Trotz seiner Feinheit ist es sehr wenig biegsam und verleiht dem Tiere eine bedeutende Formbeständigkeit. Der Ausdruck „Panzer“ ist jedoch hier wie bei den in diesem Punkte ganz ähnlichen *Epalaxis*- und *Saprodinium*-Arten unangebracht, da kein Ausscheidungsprodukt vorliegt; das Ektoplasma ist panzerartig. Nie sieht man die Tiere, von einer geringen Nachgiebigkeit des Lateralornes abgesehen, beim Durchzwängen durch Schlammteilchen ihre Form ändern. Die hohe mechanische Festigkeit einer so dünnen Ektoplasmaschicht widerspricht, wenn man sich der außerordentlich dicken Ektoplasmaschichten der biegsamen Paramaecien und anderer Ziliaten erinnert, zunächst vielleicht den Erwartungen; jedoch handelt es sich bei *Discomorpha* keineswegs um einen besonderen Fall, da die formstarrsten Ziliaten fast in der Regel ein sehr dünnes Ektoplasma aufweisen (*Euplotes*, *Stylonichia* u. a.).

Als Differenzierungen des Ektoplasmas finden sich *Zilien* und *Membranellen*. Die Zilienbekleidung ist außerordentlich weitgehend reduziert; es sind nur einige wenige, kurze Teilstücke von Zilienreihen erhalten. Auf der Ventralfläche, zum Teil auf die rechte Seitenfläche übertretend, stehen in drei Furchen drei Reihen von etwa halber Körperlänge, die einzigen, die noch an die ursprünglich wohl vorhanden gewesene meridionale Streifung erinnern (*vr*). Ihnen folgt gegen den Dorsalrand hin auf der linken Körperseite ein kurzes, aus sechs bis acht Zilien bestehendes Reihenrudiment (*sz*). Schließlich ist auf der rechten Kante der Ventralseite vor der Mundgrube noch eine S-förmige, hinten gegabelte Zilienreihe vorhanden, die, primär wohl eine Längsreihe, durch später zu besprechende Drehungen des Vorderkörpers ihre Gestalt erhalten hat (*vz*). Alle Zilien sitzen auf großen ($1\ \mu$), runden Basalkörnern; da diese dicht unter der Pellicula (in dem dünnen Corticalplasma) stecken, täuschen sie bei schwächerer Vergrößerung leicht ein „kreneliertes“ oder „gekerbtes“ Aussehen der betreffenden Kanten vor. Die Zilien sind $15\text{--}20\ \mu$ lang und dünn.

Ein den beschriebenen Zilienreihen völlig unabhängig gegenüberstehendes *Zilienband* umschließt in Gestalt eines quergestellten Gürtels die Ventralseite vor der Mundgrube (*zw*₁). Es besteht aus schätzungsweise 32 Ziliendoppelreihen, die am Grunde tiefer Furchen stehen (Abb. 49 *b*). Das Zilienband erhebt sich aus einer bogenförmig von vorn kommenden Crista (Abb. 45 *cr*) zu einem zunächst etwas nach vorn ausbiegenden, dann die Ventralseite überquerenden, hier nasenartig vorragenden Wulst (Abb. 47), der sich auf der linken Seite nach hinten wendet und hier bald unvermittelt abbricht. Ein kurzes, aus 10 Doppelreihen bestehendes Zilienband von gleicher Struktur steht isoliert auf der linken Körperseite gegen den Dorsalrand hin (Abb. 46 *zw*₂). Beide Stücke verbindet eine sanft geschwungene, in der Mitte zu einem stumpfen Höcker ausgezogene Leiste, die wohl den Verlauf des ursprünglich zusammenhängenden Zilienbandes anzeigt. Analog dem Zilienbande der *Saprodinium*-Arten kann es als Rest der ehemaligen adoralen Zone aufgefaßt werden, wie weiter unten noch ausgeführt werden soll.

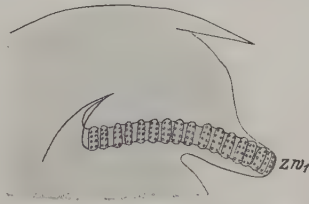


Abb. 47. *Discomorpha* Lauterborni. Zilienwulst etwas v. vorn gesehen. Apochr. 2 mm, K.-Ok. 6. Vergr. = $1020 \times \frac{1}{2}$.

Die eigentliche *adorale Zone* ist ganz in der sackförmigen *Mundgrube* (20—24 μ) verborgen und besteht aus schräg zur Längsachse des Tieres gestellten Membranellen. Die Mundgrube beginnt vorn mit einer ganz kurzen Peristomrinne (Abb. 48 *a*), auf deren rechten Seite sich einige Membranellen (*me*) erheben; sie senkt sich nach der rechten Körperseite hin ein (*b*), verbreitert sich, und ihre Wand ist nun vollkommen mit Membranellen ausgekleidet; weiter hinten ist sie

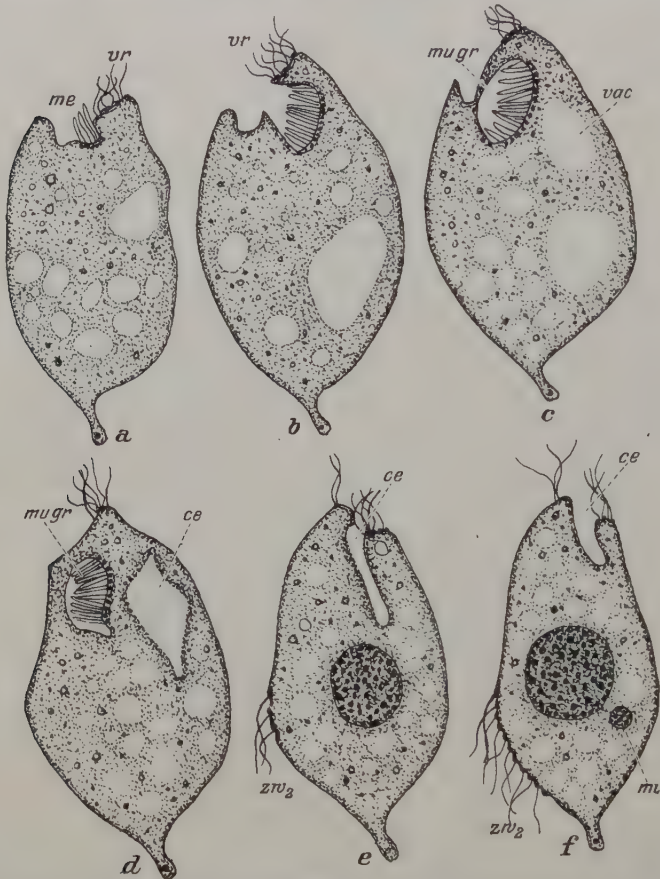


Abb. 48. *Discomorpha lauterborni*, Querschnitte durch die Mundgegend. *ce* = Canalis excretorius, *me* = Membranellen, *mi* = Mikronukleus, *mugr* = Mundgrube, *vr* = Ventralreihen, *vac* = Vakuole. *zvw₂* = Zilienwulst 2. Aproc. 2 mm., Ok. 2. Vergr. = 600 · $\frac{9}{10}$.

zu einer nach der Ventralseite hin abgeschlossenen Mundgrube entwickelt (*c*, *mugr*), an deren innerstem Ende der spaltförmige Mund liegt (*d*). Die Membranellen stehen auf stärker färbbaren Basalleisten; sie ragen nicht über die Ventral-kante des Tieres hervor.

Das *Entoplasma* enthält außer mittelgroßen, stark lichtbrechenden Körnern (Abb. 46) oft zahlreiche Vakuolen. Eine Reihe kleiner Granula, vielleicht erhalten gebliebene Basalkörner reduzierter Zilien, liegt parallel zu der Dorsalkante (Abb. 45, 46 und 48). Der ellipsoide *Makronukleus* (16—18 × 20—22 μ) liegt in

der hinteren Körperhälfte; der *Mikronukleus* (Abb. 48 f) ist kugelig. Die *kontraktile Vakuole* (*vac*) liegt etwa in Körpermitte, seitlich von der Mundgrube (Abb. 46 und 48 c). Sie entleert ihren Inhalt in einen dauernd erhaltenen, S-för-



Abb. 49. *Discomorpha Lauterborni*. Längsschnitt durch die Mundgegend. *vr* = Ventralreihen, *zv1* = Zilienwulst 1. Apochr. 2mm, K.-Ok. 4. Vergr. = 850.

migen, in der Mitte ampullenartig erweiterten und zwischen den ventralen Zilienreihen (*vr*) durch den Porus excretorius nach außen mündenden *Canalis excretorius* (Abb. 46, 48, ce). Wegen dessen Nichtbeteiligung an dem rhythmischen An- und Abschwollen der Vakuole findet man bisweilen fixierte Tiere, die nur den *C. excr.* zeigen; ein solches Tier hat wohl LAUTERBORNS Abb. 22 von *D. pectinata* zugrunde gelegen. Der *Canalis excretorius* ist eine Bildung des Ektoplasmas; Pelli-cula und Corticalplasma kleiden ihn aus (Abb. 48). Somit eine isoliert stehende Merkwürdigkeit, entspricht er cytologisch vollkommen dem Cytoprokt von *Nyctotherus* und den röhrigen Mundgruben vieler Ziliaten.

Die *Nahrung* besteht aus Bakterien; sie sammeln sich durch die Tätigkeit der zuführenden Organellen zuerst am Grunde der Mundgrube an, bevor sie ins Innere aufgenommen werden (Abb. 49).

Konjugation wurde nur einmal beobachtet (Abb. 50). Die Tiere legen sich mit den Ventralseiten aneinander und verwachsen mit den Zilienwülsten, indem der rechts gelegene Partner seinen Zilienwulst hinter den des linken schiebt. Dies bedingt, daß der rechte Partner weiter zurückliegt als der linke. Der Kopfdorn wird eingezogen; die Tiere geben ferner ihre flache Form zum Teil auf und werden plumper. Die Vorgänge im Kernapparat sind unbekannt.

Der Vorgang der Konjugation ist bisher nur einmal von PÉNARD gesehen worden, der in der Anmerkung zu S. 160 in kurzen Worten darüber berichtet. Die Beschreibung der Konjugationsstellung entspricht der hier mitgeteilten.

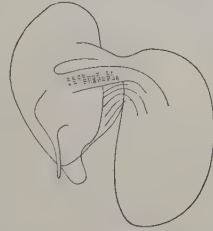


Abb. 50. *Discomorpha Lauterborni*. Konjugationsstellung. Imm. $\frac{1}{16}$, K.-Ok. 4. Vergr. = $1240 \cdot \frac{1}{4}$.

Übersicht über die Körpermaße.

Länge 70—75 μ .	Membranellen (längste) 16 μ .
Breite 65—68 μ .	Zilien 15—20 μ .
Kopfdorn 12—20 μ .	Zilienband, Breite 5 μ .
Ventraldorn 26—32 μ .	Mundgrube 20—24 μ .
Makronukleus 16—18 $\times$ 20—22 μ .	Canalis excretorius, Länge 20—32 μ .
Mikronukleus 3,5 μ .	

b) *Discomorpha pectinata* LEVANDER.

Diese Form ist, wie erwähnt, in der hiesigen Gegend weit seltener als vorige. Die beobachteten Exemplare entsprachen den Angaben LAUTERBORNS; sie besaßen nur einen vorderen Dorn auf der rechten Seite (bei *D. Lauterborni* fehlend), nicht, wie KAHL angibt, zwei.

Die Unterschiede zwischen *D. Lauterborni* und *D. pectinata* sind folgende:

1. *D. pectinata* besitzt außer dem großen Lateralhorn auf der rechten Seite einen (nach KAHL zwei) etwas vor dem Beginn des Zilienwulstes entspringenden Dorn, der *D. Lauterborni* fehlt. 2. Bei *D. pectinata* stehen an dem Ende des Zilienwulstes auf der linken Seite zwei Stacheln (nach LEVANDER einer); auch sie fehlen der neuen Form. 3. *D. pectinata* hat eine ventrale Zilienlängsreihe, *D. Lauterborni* deren drei.

Verwandschaftliche Beziehungen der Gattung Discomorpha zu anderen Ziliatengattungen.

Direkte und eindeutige morphologische Beziehungen bestehen zu keiner bekannten Ziliatengattung. Die Gattung stellt vielmehr einen völlig abweichenden, isoliert stehenden Typ dar. Um morphologische Beziehungen zu anderen heterotrichen Ziliaten aufzustellen, bleibt nur der Weg der Hypothese:

Bereits LEVANDER ist bei der Betrachtung dieser Form der Eindruck gekommen, daß sie Objekt komplizierter Drehungen und Verlagerungen gewesen sein müsse. Zu solcher Ansicht wird man geradezu gedrängt 1. durch das Vorhandensein des asymmetrischen großen Lateralstachels, 2. durch die Tatsache, daß die ventralen Zilienlängsreihen vorn auf die rechte Seite übergreifen, 3. durch die Gestalt der S-förmigen Zilienreihe, 4. durch die Tatsache, daß der hinter dem Zilienwulst gelegene Teil der Ventralkante auf die rechte, der vordere auf die linke Körperseite hinübergezogen ist.

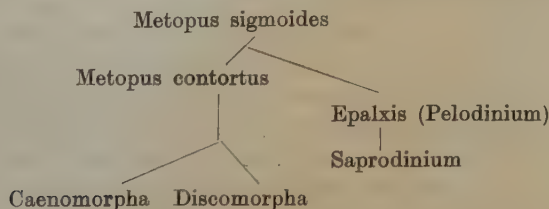
Zur Erklärung dieser morphologischen Eigentümlichkeiten kann angenommen werden: 1. Der ursprüngliche Vorderpol lag in der vorderen Hälfte der (jetzt) linken Körperseite. 2. Den hinteren Körperpol bildete der auf der entgegengesetzten Seite liegende Plasmadorn. 3. Die Ziliendoppelreihen bildeten ursprünglich die adorale Zone, die im Laufe der Entwicklung den Zusammenhang mit der Mundgrube verlor, und deren Organellen in Rückbildung begriffen sind. 4. Es folgten Formveränderungen durch Drehung und Kompression: a) Der (ursprünglich) hintere Körperteil wurde gegen den vorderen nach rechts (im Sinne des Uhrzeigers) gedreht, b) der Körper wurde in seiner ursprünglichen Längsrichtung (jetzt Richtung rechts-links) stark zusammengepreßt.

Zu diesen Punkten sei bemerkt, daß schon LEVANDER (1894, S. 57) den Plasmastachel der rechten Seite als ursprüngliches Hinterende ansieht. Er sprach auch die Vermutung aus, daß die Ziliendoppelreihen durch Auflösung von Membranellen in einzelne Zilien entstanden sind.

Die Frage nach den Ursachen der angenommenen Umwandlungen ist schwer zu beantworten. Dies gilt besonders von den ersten Entwicklungsschritten. Die messerartige Zuschärfung der Dorsalkante und deren gleichmäßige Rundung lassen sich vielleicht als Anpassungen an den Lebensraum, den Schlamm, verstehen. Die einseitige Zilienverteilung — die Mehrzahl der Zilien steht ventral — bewirkt nämlich, daß das Tier mit der vorderen Dorsalkante voran durch die Detritusteilchen getrieben wird; auf dieser Seite sind denn auch alle Vorsprünge geschwunden, und eine gleichmäßig gerundete, messerartige Kante ist entstanden (Prinzip des Schneefluges). Beim Schwimmen im freien Wasser aber mußte der links gelegene Teil des Zilienbandes, weil er länger ist als der der rechten Seite,

der Fortbewegung hinderlich sein, nämlich Drehen und Rollen um die Dorso-ventralachse verursachen. Deshalb wird der linksseitige Ast reduziert, ein Vorgang, der offenbar noch nicht abgeschlossen ist, wie der stehengebliebene isolierte Teil anzudeuten scheint; die zilienfreie Leiste zwischen beiden Stücken zeigt vielleicht die ursprüngliche Lage und Länge an.

Die vorstehende Hypothese versuchte, die „sehr eigentümlich gestaltete Ciliate“ trotz der abweichenden Gestalt in einen wenigstens denkbaren Zusammenhang mit der *Grundform* ihrer Ordnung zu bringen. Der weitergehende Versuch, unter den *bekannten Ziliaten* Formen ausfindig zu machen, zu denen verwandtschaftliche Beziehungen bestehen, stößt auf fast unüberwindliche Schwierigkeiten. Die vielleicht naheliegende Ansicht, in *Saprodinium* wegen gleicher Ausbildung des Kopfdornes und der Dorsalkante einen nahen Verwandten zu vermuten, hält wegen der Verschiedenheit in nahezu allen übrigen wesentlichen Punkten einer näheren Betrachtung nicht stand. Dagegen besteht eine gewisse, übrigens schon von LEVANDER angedeutete Möglichkeit, Beziehungen zu den *Caenomorpha*-Arten herzustellen. „Nur unter den Gyrocoriden (=Caenomorphiden) finden der formbeständige, starre Körper, der Ziliensaum am Bauchrande, das in einen Stachelfortsatz ausgezogene Hinterende, die eigentümliche Tordierung der Körperscheibe etwas Analoges.“ Als Ausgangspunkt kann jedoch keine der bekannten *Caenomorpha*-Arten angesprochen werden; vielmehr dürften sich die Entwicklungsäste schon getrennt haben, bevor die uns bekannte morphologische Stufe der heutigen Caenomorphen erreicht war; das entspräche einem zwischen *Metopus* und *Caenomorpha* liegenden Zustande. Da nun auch *Epalxis* und *Saprodinium* mit *Metopus* in Zusammenhang gebracht werden können, wie oben erwähnt wurde, so ergibt sich ein interessanter Ausblick auf eine durchaus im Bereiche des Möglichen liegende innere Zusammengehörigkeit der äußerlich so verwirrend vielgestaltigen, biologisch so merkwürdig geschlossenen Gruppe. Nur um diese Beziehungen in eine anschauliche Form zu bringen, keinesfalls um einen „Stammbaum“ aufzustellen, sei folgendes Schema angeführt:



Sicher ist, daß es nicht allzu schwierig ist, die Gattungen *Caenomorpha*, *Discomorpha* und *Saprodinium* in *morphologische* Beziehungen zu der Grundform der Heterotrichen zu setzen, von der sie sich so weit entfernt haben.

Allem Anschein nach — es sei hier nur an das Moment des „Unfertigen“, sich in groben Abweichungen der Stachelbildung bei denselben Arten äußernd, erinnert — haben wir hier eine Gruppe von Ziliaten vor uns, die tiefgreifenden, noch nicht zum Abschluß gekommenen Umbildungen unterworfen sind, eine phylogenetisch junge Gruppe, die in einen neuen Lebensraum eindringt und sich diesem anzupassen sucht. Es sei auf die ähnlichen Erscheinungen bei den Wiederkäuerziliaten (Ophryoscoleciden) hingewiesen.

Über die *physiologische* Bedeutung der Neubildungen, insbesondere der *Dorren* und der *Abflachung* des Körpers, lassen sich vorläufig nur einige in Analogien begründete Vermutungen anstellen. Vielleicht handelt es sich um Einrichtungen

zur Stabilisation der Schwimmbewegung und -richtung, ähnlich wie bei Daphnien. So könnten z. B. die Schwanzdornen von *Saprodinium* und *Caenomorpha* die Schwimmbahn normalisieren, indem sie Überschlagen, „Purzeln“, verhindern. Die seitliche Abflachung erschwert störende Drehungen um die Längs- und Dorso-ventralachse. Leichtes Auseinanderschieben der Schlammpartikelchen wird durch Zuschärfung einer Körperkante gewährleistet. Als Oberflächenvergrößerung zum Zwecke erhöhter O₂-Aufnahme können die Stachelbildungen deshalb nicht angesprochen werden, weil die Tiere anaërob leben.

II. Ökologische Untersuchungen.

1. Topographische und hydrographische Verhältnisse des Untersuchungsgebietes (Karten Abb. 51—53).

Das Untersuchungsgebiet, die engere Umgebung von Leipzig, gehört dem in die NW-Ecke von Sachsen eindringenden Ausläufer der nord-deutschen Tiefebene an und trägt deren Allgemeincharakter. Die tiefste Stelle des Untersuchungsgebietes liegt mit 97 m Meereshöhe im NW der Stadt bei Quasnitz im Tale der Elster, die höchste, mehr als 20 km von jener entfernt, mit etwa 150 m im SO bei dem Dorfe Dösen. In die Augen fallende relative Höhenunterschiede bestehen also nicht. Das Gebiet trägt den Charakter einer sanftwelligen, fast ebenen Fläche, in welche die Flüsse mit breiten, ebenen Tälern nur wenig eingesenkt sind. Im N und W beträgt die durchschnittliche Höhe außerhalb der Flußtäler 120 bis 130 m, und nur im SO finden sich hügelartige Erhebungen bis zu 150 m im Völkerschlagts Gelände. Das Tal der Elster und Pleiße fällt von 114 m im SO bei Lauer um 17 m bis auf 97 m bei der oben erwähnten Stelle; die Entfernung zwischen beiden Orten beträgt 24 km, das durchschnittliche Gefälle also etwa 70 cm pro Kilometer. Das geringe Gefälle begünstigt im Verein mit dem hohen Stande des Grundwasserspiegels die Bildung von Altwässern, Weihern und Tümpeln.

Die 1,5—2 km breite Talaue der Elster stellt sich, ebenso wie die schmalere der Pleiße, als parkartige, mit Wiesen und Laubwald geschmückte, gewässerreiche Landschaft dar. Das höher gelegene Gebiet, das außerhalb der Siedelungen fast nur Ackerfelder, wenige Wiesenflächen und noch weniger Wälder aufweist, trägt den Charakter der „Kultursteppe“.

Wie die Karten (S. 265, 266) zeigen, liegt die Mehrzahl der Fundstellen in dem Schwemmland der Elster und Pleiße, dem sogenannten Auengebiet. Nur wenige (17, 18 der Tabelle S. 267) liegen auf der höheren Rumpfebene. Die städtischen Kläranlagen wurden nicht untersucht. Es ist natürlich kein Zufall, daß die Verteilung der Faulschlammgewässer so ungleich ist. Die Auen können ganz allgemein als nasses bis sumpfiges, die Rumpfebenen als trockenes Gebiet angesprochen werden. Diese besitzen kaum einen Quadratmeter, der nicht von Menschenhand bearbeitet und umgestaltet worden ist und dauernd überwacht wird, jene

zeigen an sehr vielen Stellen ein ursprünglicheres Gesicht. Wenn auch neuerdings die Frühjahrshochwässer der Flüsse durch Regulierungsbauten eingedämmt worden sind, so sind doch während der Zeit der Schneeschmelze weite Bezirke des Auengeländes mit zahlreichen Pfützen und Tümpeln bedeckt, und noch bis in den Juni hinein ist der Grundwasserstand so hoch, daß selbst Geländemulden von wenigen Dezimetern Tiefe mit Tümpeln angefüllt sind. Viele Tümpel und Weiher dieses Gebietes sind perennierend; ihnen gesellen sich zahlreiche, ebenfalls dauernd wasserführende Drainagegräben zu. Die seichteren Gewässer beginnen Ende Juni oder Anfang Juli auszutrocknen, und erst die in den späteren Herbst- und in den Wintermonaten fallenden Niederschläge vermögen sie wieder zu füllen. Wenngleich, wie die Karte S. 265 zeigt, zwischen sehr vielen derartiger Gewässer Kommunikationen in Gestalt von Gräben bestehen, die oftmals ein wahres Gewässernetz bilden, so wird das Sumpfgebiet außerhalb der Flüsse doch keineswegs in nennenswerter Weise durchströmt, sondern auch in den Gräben stagniert das Wasser wenigstens während des größten Teiles des Jahres so gut wie vollständig.

Die scharfe Gliederung des Untersuchungsgebietes nach dem Geländecharakter findet eine Parallele in der Verteilung und Art der Faulschlammgewässer; die Auen sind reich an ihnen, in der Kultursteppe sind sie selten. In jenen findet man sie naturgemäß am ehesten unter den dauernd bestehenden Gewässern, doch können unter Umständen auch Saisongewässer zur Faulschlammbildung schreiten; stets aber wird der Faulschlamm durch abgestorbene Pflanzenteile erzeugt, seine Bildung beruht auf Faktoren, die dem Gewässer und seiner Umgebung von Natur aus angehören, es sind *natürliche Faulschlammgewässer*.

Die stehenden Gewässer des höher gelegenen Gebietes sind fast durchweg von Menschen geschaffen; es sind hauptsächlich Straßengräben, die zum Teil zeitweise von Wasser erfüllt sind, Teiche, sowie Lehm- und Kiesgruben. Faulschlammbildung ist in diesen Gewässern viel seltener als man annehmen sollte, und selbst der Schlamm vieler bekanntlich oft verdächtig aussehender Dorfteiche zeigt sehr oft keinen freien H_2S . Wenn Faulschlammbildung vorliegt, so wird sie meistens durch Abwässer und andere Verunreinigungen verursacht, also künstlich, d. h. durch Faktoren, die außerhalb des Gewässers und seiner natürlichen Umgebung liegen; es sind *künstliche Faulschlammgewässer*.

Es ist für die Existenzmöglichkeit der Sapropeziliaten anscheinend ohne Belang, ob der Faulschlamm seine Entstehung natürlichen, ohne Zutun des Menschen obwaltenden Bedingungen verdankt oder ob er durch Jauchen- und Küchenzuflüsse erzeugt wird; unter den in der Liste, S. 267, aufgeführten Örtlichkeiten finden sich Vertreter beider Kategorien.

2. Geologische Beschaffenheit des Untergrundes.

Die geologische Beschaffenheit des Untergrundes besitzt unter Umständen bestimmenden Einfluß auf die Zusammensetzung und Fülle der Pflanzenwelt eines Gewässers und damit indirekt auch auf die tierischen Bewohner; der direkte Einfluß auf die Tiere ist meist weniger fühlbar. Das gesamte Untersuchungsgebiet liegt, was die Gebiete außerhalb der Auen anbetrifft, in dem Bereiche glazialer und postglazialer Bildungen, die dem NW von Sachsen sein geologisches und landschaftliches Gepräge verleihen. Der Untergrund wird an diesen Stellen in der Hauptsache von diluvialen Geschiebelehmen gebildet, denen sich im SO diluvialer Löß, im NW stellenweise fluvioglaziale Sande und Schotter beigesellen. Die Flußauen, also das Hauptgebiet der Untersuchungen, bestehen aus Alluvionen.

Wenngleich der geologischen Zusammensetzung des Bodens ein *direkter* Einfluß auf den Chemismus und damit auf die Lebewelt eines Gewässers nicht abgesprochen werden kann, so tritt doch anscheinend die Tragweite dieses Einflusses oft sehr hinter einem anderen Faktor zurück, der viel tiefer in das Leben der Organismen eingreift, hinter der Abhängigkeit der *Bodenfazies* eines Gewässers von dem Untergrund. Es ist ganz besonders für die Protozoen von entscheidender Wichtigkeit, ob der Grund hart, d. h. sandig und kiesig, oder weich, d. h. schlammig und modrig ist. Dieser Einfluß macht sich nach zwei Richtungen hin geltend: Einmal richtet sich nach der Bodenfazies der Bestand der Makro- und Mikroflora, deren Zusammensetzung und Individuendichte für sie von größter Bedeutung ist; ferner ist ein dichter Schlammbelag für eine große Zahl von Protozoen als deren spezieller Lebensraum an sich eine *conditio sine qua non*. Dies gilt besonders streng von den Sapropeziliaten, den Schlammbewohnern in des Wortes wahrster Bedeutung. Ist der Schlamm für diese Tiere, die sich nie weiter als nur ganz wenige Zentimeter über den Schlammboden erheben, sich vielmehr meist innerhalb der Schlammsschicht aufhalten, an sich schon unbedingte Voraussetzung, so steigert sich die Bedeutung dieses Milieufaktors dadurch noch, daß er ganz bestimmte Eigenschaften aufweisen muß; er muß H_2S enthalten, der in der großen Mehrzahl der natürlichen Fälle von abgestorbenen Pflanzen geliefert wird. Hieran knüpft sich eine weitere Bedingung; der Pflanzenbewuchs muß nämlich so reich sein, daß der Prozeß der Vermoderung der Sapropezilbildung Platz macht. Es ist hieraus ersichtlich, in wie hohem Maße allein schon die Gestaltung des Untergrundes das Auftreten der Sapropeziliaten beeinflusst. Auf dem dürrtigen Sandgrund einer alten Kiesgrube wird sich wegen der relativen Spärlichkeit der sich entwickelnden Flora eine Sapropezilbildung gar nicht oder doch nur viel langsamer vollziehen als in den Tümpeln einer tonigen oder lehmigen Auenwiese. Dementsprechend finden wir die überwiegende

Mehrzahl der Fundstellen von Sapropeziliaten in den alluvialen Auenlehmen der Pleiße und Elster, und nur die in Knautnaundorf gelegenen

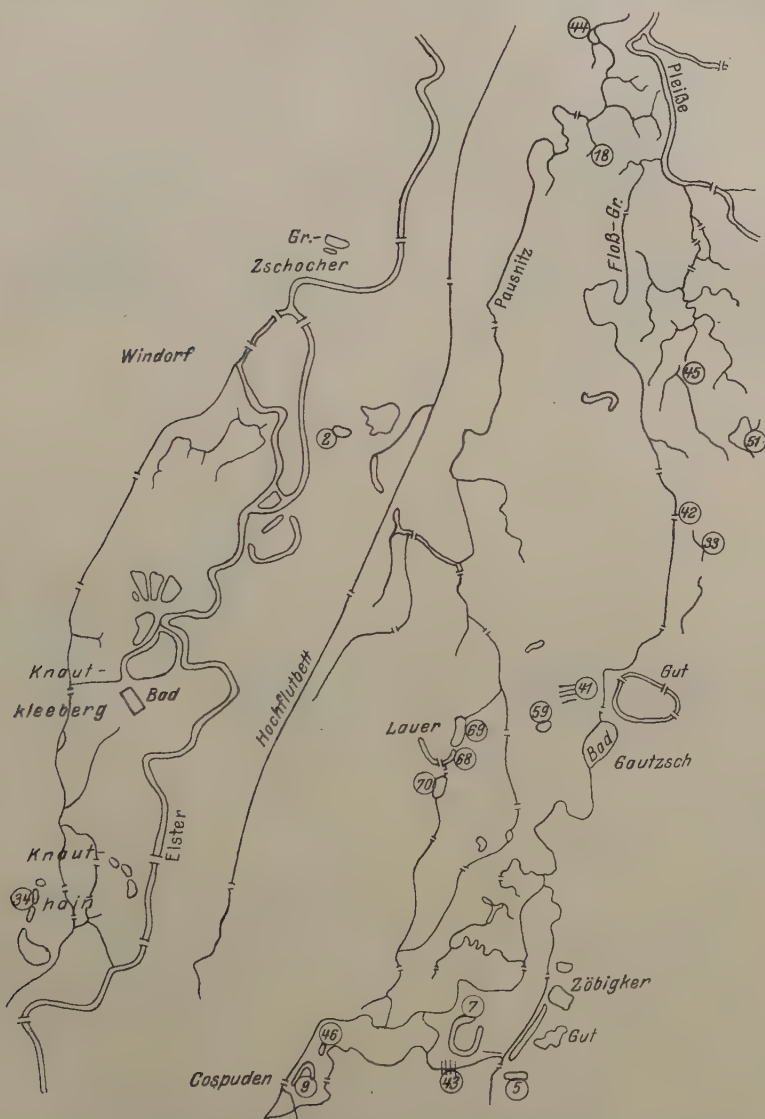


Abb. 51. Verteilung der Fundorte in den Auenwäldern südlich von Leipzig.

Teiche (Nr. 17, 18) liegen auf diluvialen Kiesen. Sie erhalten ihre fäulnisfähigen Substanzen aus Abwässern und Stallzuflüssen; höhere Pflanzen

sind in ihnen so gut wie gar nicht, niedere, außer Flagellaten, nicht in nennenswerten Mengen vorhanden. Sie bilden, wenn man den nur wenige Meter von Nr. 18 entfernten, in der Liste nicht mit aufgeführten



Abb. 52. Verteilung der Fundorte in den Auenwäldern nördlich von Leipzig.

Teich mit ins Auge faßt, ein markantes Beispiel für die Abhängigkeit der Faulschlammführung solcher Gewässer von der Zufuhr allochthoner Fäulnisstoffe. Denn der erwähnte Teich ist trotz seiner geringen Entfernung von dem mit Abwässern gespeisten Teich Nr. 18 ein ganz typisch

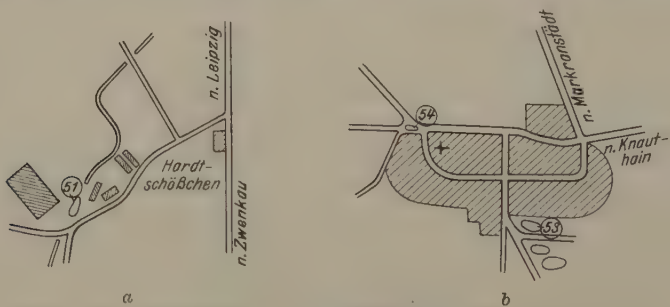


Abb. 53. Lage der Fundorte, a im sog. Diebesgrund, b in Knautnaundorf.

oligosaprobos Reingewässer, in dem sich infolgedessen auch niemals ein Sapropelziliat gezeigt hat, und zwar ohne ersichtlichen weiteren Grund nur deshalb, weil die zwischen beiden hindurchführende Landstraße die Abwässer fernhält.

Die Beschaffenheit des Untergrundes der einzelnen Gewässer ist in folgender Tabelle angeführt.

3. Liste der Fundorte.
(Vgl. die Karten S. 265, 266.)¹

Laufende Nummer	Ort	Protokollnummer	Grund	Karte
1	Pausnitz I	44	Alluvium, weich	Abb. 51
2	Pausnitz II, Graben	18	„ „	„
3	Langes Feld	45	„ „	„
4	Gautzcher Spitze	51	„ „	„
5	Gautzsch, Aschentümpel, r. . .	42	„ Aschenablage	„
6	„ „ I	33	„ „	„
7	Lauer, Sumpfgraben	41	„ wie oben	„
8	„ Tümpel bei Gendarmeriestation	59	„ „	„
9	„ Neuteich	69	„ „	„
10	„ Ringgraben	68	„ „	„
11	Zöbiger, a. d. Mauer	5	„ „	„
12	„ Sumpfgraben	43	„ „	„
13	„ Illingslache	7	„ „	„
14	Cospuden, Ringteich	9	„ „	„
15	„ Teich	46	„ „	„
16	Knauthain, Dorfteich I	34	„ „	„
17	Knautnaundorf, Schafteich . .	54	Diluvium, fest	Abb. 53b
18	„ Teich	53	„ „	„
19	Diebesgrund zwischen Eythra und Prödel	57	Alluvium, weich	Abb. 53a
20	Windorf, Ziegeleitümpel	2	„ „	Abb. 51
21	Bauerngraben, Leutzsch	14	„ „	Abb. 52
22	Gundorf	16	„ „	„
23	„ alter Ziegeleitümpel	17	„ „	„
24	Lützscheda, Wiesengraben . . .	75	„ „	„
25	„ Teich	76	„ „	„
26	Quasnitz, bei Brücke I	65	„ „	„
27	„ „ „ II	62	„ „	„
28	„	66	„ „	„
29	„	39	„ „	„
30	„ Weiher	67	„ „	„

¹ Die Karten wurden so gewonnen, daß aus dem amtlichen Meßtischblatt 1 : 25000 die Gewässer, die hier allein interessieren, genau durchgepaust wurden. Durch Vergleich mit dem Meßtischblatt sind Nachprüfende jederzeit in der Lage, die Fundorte genau festzustellen, auch dann noch, wenn die Gewässer selbst durch Bebauung und dergleichen verschwunden sein sollten.

4. Spezielle Angaben über die Beschaffenheit der untersuchten Gewässer.

Nr. 1. Pausnitz I, Prot.-Nr. 44: Am Radfahrweg; breite, versumpfte Stelle im Laufe der Pausnitz; stagnierend; im Sommer und Herbst vollkommen mit Lemnen bedeckt, am Rande Schilfbestände; Ufer flach; mitten im hohen Laubwald; schwarzer, nach H_2S riechender Schlamm.

Nr. 2. Pausnitz II, Prot.-Nr. 18: Am Radfahrweg; im Juli austrocknend; Maximaltiefe etwa 30 cm; keine Lemnen, dafür Grünalgenwatten, Diatomeen; Grund dicht mit Laub bedeckt; unter diesem dunkelbrauner, flockiger, bisweilen schwach nach H_2S riechender Schlamm; unter hohen Laubbäumen, mitten im Walde.

Nr. 3. Langes Feld, Prot.-Nr. 45: Dicht am Radfahrwege; im September öfters austrocknend, etwa 2 m breit, 30 cm tief; wenig Lemnen, dafür reichlich submerse Pflanzen; am Grunde schwarzer, öfters nach H_2S riechender Schlamm; mitten im Walde, unter Bäumen.

Nr. 4. Gautzscher Spitze, Prot.-Nr. 51: Dicht am Radfahrwege, im Forstteil „Gautzscher Spitze“; schmaler, flacher, nur bis ins Frühjahr Wasser führender Graben; Maximaltiefe etwa 20 cm; keine Lemnen und submerse Pflanzen; üppige Diatomeenpolster; Grund dicht mit Laub bedeckt; unter diesem brauner, flockiger Schlamm; unter hohen Laubbäumen, mitten im Walde.

Nr. 5. Gautzsch, „Aschentümpel“ rechts, Prot.-Nr. 42: Westlich der sogenannten Lindenallee; zum Teil zugeschüttet; steile Ufer, Maximaltiefe etwa 1 m; stark mit Elodea bewachsen, Lemnen fehlen; Schlamm schwarz, flockig; auf freier Wiese.

Nr. 6. Gautzsch, „Aschentümpel“ links, Prot.-Nr. 33: Östlich der sogenannten Lindenallee; zum größten Teile mit Asche zugeschüttet; grabenartig; etwa 20 cm tief; vegetationslos; Oberfläche fast ganz von schwimmenden, verkohlten Holzresten und ähnlichem bedeckt; Schlamm mineralisch; auf freier Wiese.

Nr. 7. Lauer, Sumpfgaben, Prot.-Nr. 41: Am Fußwege nach Groß-

Viele in hydrobiologischen Arbeiten enthaltene Ortsangaben sind so ungenau, daß die Fundorte von späteren Untersuchern nicht wieder erkannt werden. Dies gilt besonders von kleineren Fundorten und von engbegrenzten Stellen in größeren Gewässern, also gerade von Stellen, die für den Protozoenforscher in erster Linie in Frage kommen. Da nun selbst eng benachbarte Gewässer, bzw. einzelne Stellen innerhalb größerer Gewässer, in ihrem Protozoenbestande oft erstaunliche Differenzen aufweisen, so kann eine ungenaue Fundortsangabe für den Protozoenuntersucher gegebenenfalls sehr unangenehm werden. Besonders unzuverlässig sind aus naheliegenden Gründen die von den Anwohnern mitgeteilten Namen. So war es mir beispielsweise nicht möglich, die Fundstellen ENGELMANNs, der vor einem halben Jahrhundert in unserer Gegend Protozoenstudien betrieb, aufzufinden bzw. seine Angaben überhaupt zu verstehen. Dies ist bedauerlich; denn wertvolle Daten darüber, inwieweit die wachsende Großstadt das Tierleben an ihrer Peripherie während dieser langen Zeit beeinflußt hat, sind uns auf diese Weise verloren gegangen.

zschocher; altes Sumpfgebiet, in welches Drainagegräben gelegt wurden; Breite dieser etwa 2 m, Tiefe bis zu 50 cm; Ufer steil; Lemnen in ungeheurer Entfaltung, außerdem Ceratophyllum, Schilf; Schlamm flockig, schwarz, stets stark nach H_2S riechend; in der Regel rote Flocken von Schwefelbakterien; frei gelegen, nur teilweise durch Buschwerk beschattet.

Nr. 8. Lauer, Tümpel bei dem Gendarmerieposten, Prot.-Nr. 59: Nördlich vom Wege nach Lauer; gleicht dem vorigen, aber Ufer flach; inmitten mittelgroßer Laubbäume.

Nr. 9. Lauer, Neuteich, Prot.-Nr. 69: Total von Lemnen bedeckt; Ufer größtenteils versumpft, mit Schilfbeständen; erhält durch das folgende Gewässer zum Teil Stallabflüsse; Schlamm im Phragmitetum schwarz oder braun, öfters nach H_2S riechend; von Wald umgeben.

Nr. 10. Lauer, Ringgraben, Prot.-Nr. 68: Alte Wehranlage um das Schloß; viel Lemnen; Breite etwa 3—5 m, Tiefe bis 1 m; Ufer steil; zum Teil durch Jauchenzufluß verunreinigt; Schlamm schwarz, selten nach H_2S riechend.

Nr. 11. Zöbiger, an der Gutsmauer, Prot.-Nr. 5: Südlich vom Wege Zöbiger—Cospuden, Sumpfgelände; wie 7 stark bewachsen; Schlamm schwarz, flockig, stets nach H_2S riechend und mit roten Bakterienflocken; an 3 Seiten (N, W, S) durch hohe Bäume beschattet.

Nr. 12. Zöbiger, Sumpfgaben, Prot.-Nr. 43: Nördlich des Fußweges nach Cospuden; drainiertes Sumpfgelände wie unter 7, diesem auch sonst ähnlich, aber noch reichlicher H_2S entwickelnd; Tiefe 75 cm; nur zum Teil etwas beschattet.

Nr. 13. Illingslache, Prot.-Nr. 7: Ringförmiges, in alter Zeit angeblich zu Verteidigungszwecken angelegtes Gewässer; meist wenig Lemnen und nur in einigen Winkeln mit Schilf; hier auch versumpft und flach; Ufer steil; Schlamm schwarz, meist ohne H_2S -Geruch; viel abgefallenes Laub, da vollkommen von hohen Bäumen umgeben.

Nr. 14. Cospuden, Ringteich, Prot.-Nr. 9: Vollkommen mit Lemnen überzogen, zum Teil außerdem stark versumpft und mit Schilf durchwachsen; Ufer steil; Schlamm hier nach H_2S riechend, schwarz; nur teilweise etwas beschattet; Maximaltiefe etwa 1,50 m, 10 m breit.

Nr. 15. Cospuden, Kleiner Teich, Prot.-Nr. 53: Mit Lemnen überdecktes, kleines, flaches Gewässer; bisweilen stark verunreinigt, dann starken Geruch nach Fäkalien, aber weniger nach H_2S entwickelnd; Schlamm schwarz; zum Teil beschattet.

Nr. 16. Knauthain, Dorfteich I, Prot.-Nr. 34: Hinter der Schmiede; typischer Dorfteich; fast keine Lemnen, bisweilen schwimmende Algenwatten; sonst keine Pflanzen; durch Abwässer, Gänse und Enten verunreinigt; Schlamm schwarz; mineralisch, meist keinen H_2S entwickelnd; wenig überschattet.

Nr. 17. Knautnaundorf, Schafteich, Prot.-Nr. 54: Ähnlich, aber kleiner, durch Stallabflüsse verunreinigt; am Wege nach Schkorlopp; ohne höhere Pflanzen, aber fast stets durch Flagellaten, Schwärmer oder einzellige Grünalgen grün gefärbt; Schlamm braun, mineralisch, sandig, bisweilen nach H_2S riechend; schwach beschattet.

Nr. 18. Knautnaundorf, Teich, Prot.-Nr. 53: Am Wege nach Bösdorf, angeblich alte Kiesgrube; kleines, flaches, durch Abwässer stark verunreinigtes Gewässer; etwa 30 cm tief; Ufer flach; wenig Lemmen; oft treibende Oszillarienballen; Schlamm fett durch Abwässer, Grund sandig bis kiesig; öfters H_2S enthaltend; fast unbeschattet.

Nr. 19. Diebesgrund bei Prödel, Prot.-Nr. 57: Am Fußwege vom Hardtschlößchen nach Eythra; stark mit Lemmen und submersen Pflanzen bewachsen; grabenartig; etwa 30 cm tief; Schlamm schwarz, flockig, oft nach H_2S riechend.

Nr. 20. Windorf, Ziegeleitümpel, Prot.-Nr. 2: Alte Lehmgrube, von den zwei nördlich des Fußweges nach Gautzsch gelegenen Gewässern das westliche; bisweilen vom Frühjahrshochwasser der Elster berührt, im Spätsommer aber stark schwindend und dann stark versumpft; etwas verunreinigt; mit Weidenbüschen durchwachsen, zum Teil Fontinalis; keine Lemmen; bis $1\frac{1}{2}$ m tief; Schlamm braun, flockig, in den Zeiten geringen Wasserstandes oft durch Tierleichen (unter anderen Limnäen) verunreinigt; wenig beschattet.

Nr. 21. Bauerngraben bei Leutzsch, Prot.-Nr. 14: Am Radfahrweg, unter der Brücke; neuerdings gereinigt, durch Abwässer gespeist, schwach fließend, kein Pflanzenbewuchs; fettiger, grauschwarzer Schlamm, öfters nach H_2S riechend; bisweilen schwimmende Oszillarienballen; mitten im Walde, unter hohen Bäumen.

Nr. 22. Gundorf, Prot.-Nr. 16: Altwasser der Luppe, im Sommer gewöhnlich eintrocknend, am Fußwege nach Lützschena; wenig Pflanzenbewuchs, aber im Sommer stark versumpft, kurz vor dem Austrocknen durch Tierleichen verunreinigt; etwas beschattet.

Nr. 23. Gundorf, Prot.-Nr. 17: Alte Ziegeleilehmgrube, östlich vom Fußwege nach Lützschena; stark bewachsen; die Fundstelle liegt am Südende des Gewässers, tief unter Weidengebüsch versteckt; viel totes Laub; Schlamm braunschwarz, oft nach H_2S riechend.

Nr. 24. Lützschena, Wiesengraben, Prot.-Nr. 75: Am Fußweg nach Leutzsch; stark mit Schilf bewachsener, schmaler Graben; Schlamm schwarz, flockig, in der Regel nicht nach H_2S riechend; unbeschattet.

Nr. 25. Lützschena, Teich, Prot.-Nr. 76: Am Fußwege nach Gundorf; reines, nur in seiner mit Schilf durchwachsenen SW-Ecke versumpftes Gewässer; Schlamm hier mit zahlreichen Schilffresten, selten nach H_2S riechend; unbeschattet.

Nr. 26. Quasnitz, Brücke I, Prot.-Nr. 65: Am Wege nach Gundorf,

nördlich des Straßenknies; grabenartig; stark mit submersen Pflanzen bewachsen, lemnafrei; im August stark schwindend; Schlamm schwarz, flockig, bisweilen nach H_2S riechend; mitten im Walde.

Nr. 27. Quasnitz, Brücke II, Prot.-Nr. 62: Ebendort, westlich des Straßenknies; vorigem ähnlich.

Nr. 28. Quasnitz, Prot.-Nr. 66: Westlich vom Wege nach Gundorf gelegene alte Lehmgrube; Ufer versumpft, mit Weiden eingefaßt; wenig Lemmen; zwischen den Weiden Schlamm durch fallendes Laub schwarz, flockig, bisweilen H_2S entwickelnd.

Nr. 29. Quasnitz, Prot.-Nr. 39. Wie vorige Fundstelle, aber stets mit stinkendem, rote Bakterienflocken enthaltendem Schlamm; zum Teil reicher Schilfbewuchs, beschattet.

Nr. 30. Quasnitz, Weiher, Prot.-Nr. 67: Wiesenweiher mit steilem Ufer, zum Teil recht tief (über 1 m); reich mit Lemmen, Hydrocharis, Utricularia bewachsen; zwischen Schilfbeständen mit schwarzem, flockigem, H_2S entwickelndem Schlamm; nur teilweise etwas beschattet.

5. Allgemeiner Habitus der untersuchten Faulschlammgewässer.

Es bedarf keines näheren Hinweises darauf, daß das Aussehen eines Gewässers im Jahreszyklus beträchtlich wechselt und daß vorstehende Angaben nur eine ungefähre Charakteristik bezwecken. Wenn das Gemeinsame im Habitus der aufgezählten Gewässer und die für die Faulschlambildung wesentlichen Faktoren zusammenfassend hervorgehoben werden sollen, so ergibt sich etwa folgendes:

Das Aussehen der Faulschlammgewässer ist im großen und ganzen sehr einheitlich. Es handelt sich zumeist um *kleinere* bis kleinste Wasseransammlungen, die ihr Wasser aus den atmosphärischen Niederschlägen und aus dem Grundwasserströme erhalten. Nur wenige werden aus Bach- und Flußwässern gespeist (Nr. 9, 10, 19, 21, 1) und besitzen demgemäß dauernden Zu- und Abfluß und eine durch den Wasserstrom bewirkte Durchmischung; alle übrigen sind stehende Gewässer. Der Zustrom frischen Wassers ist jedoch in allen Fällen bis auf einen (Nr. 21) sehr gering, die Durchmischung der Wasserschichten, besonders nach den versumpften Ufern hin, praktisch gleich Null, und selbst mitten im Bachlauf gelegene Stellen wie Nr. 1 machen durchaus den Eindruck *stillstehender Gewässer*. Der langsam, aber dauernd fließende Bauerngraben (Nr. 21) ist stark verunreinigt. Andere (Nr. 5, 6) stehen als abgelegene, tote Gewässerarme mit dem strömenden Wasser in Kommunikation. Neun der Fundorte (1, 3, 2, 4, 8, 13, 21, 26, 27) sind vollständig von *Laubwald umschlossen*. Eine große Anzahl (7, 9, 10, 11, 12, 14, 15, 19, 20, 22, 23, 28, 29, 30) ist teilweise von Wald umgeben oder doch wenigstens durch Gebüsch oder einzelne Bäume überschattet. Nur sieben liegen frei (5, 6, 16, 17, 18, 24, 25); davon sind Nr. 5, 6, 16, 17, 18

durch Schuttablagerungen, Küchen- oder Stallabwässer verunreinigt. Die meisten dieser Gewässer sind *reich an Wasser- oder Sumpfpflanzen*; die Gewässer Nr. 2, 4, 13, 23, 28, 29 enthalten wenig Makrophyten, aber *sehr viel abgefallenes Laub*, und nur in Nr. 5, 16, 17, 18, 21 fehlt beides; dagegen werden diese Gewässer durch *Zuflüsse mit viel organischem Material verunreinigt*. Die Zusammensetzung der Flora ist für die Faulschlamm-*bildung* anscheinend nicht von Belang; im Untersuchungsgebiet trifft man zum Teil häufig, bzw. in großen Beständen an: *Typha*, *Potamogeton*, *Sagittaria*, *Alisma*, *Ceratophyllum*, *Utricularia*, *Elodea*, *Hydrocharis*, *Hottonia*, *Lemna* (besonders *trisluca*), *Cladophora*, *Spirogyra* und andere. Als besonders markant prägt sich im äußeren Bild der meisten Gewässer eine während eines großen Teiles des Jahres bestehende *Lemna*-Decke aus; eine ausschlaggebende Rolle kommt diesem Umstande aber nicht zu, obwohl dies nach den Arbeiten LAUTERBORNS zum Teil so scheinen könnte, da auch in *Lemna*-freien Gewässern Faulschlamm-*bildung* auftreten kann, wie die vorstehend aufgeführten Beispiele zeigen. Eines aber geht aus der Besprechung der Fundstellen vollkommen sicher hervor: Wenn Lemnen oder andere Wasserpflanzen fehlen, bzw. wenn sie nur in geringer Entfaltung vorhanden sind, muß dem Gewässer von außen her durch *fallendes Laub* oder *Abwässer* zersetzungsfähige Substanz in genügendem Maße zugeführt werden, damit Faulschlamm-*bildung* eintreten kann; denn Überfluß an derartigen Substanzen ist unbedingte Voraussetzung für das Entstehen von Faulschlamm, und man kann schon aus den mitgeteilten allgemeinen Fundortsdaten erkennen, wie dieser Bedingung in der freien Natur in jedem Falle, wenn auch auf verschiedene Art und Weise, genügt wird. Es kommt stets in erster Linie auf die Menge und erst in zweiter auf die Art der zugeführten fäulnisfähigen Substanzen an. Es ist denkbar, und es kommt in der freien Natur tatsächlich gar nicht allzu selten vor (z. B. Nr. 9, 13 und andere), daß innerhalb eines größeren Gewässers die Bedingungen für Faulschlamm-*bildung* an der einen Stelle gegeben sind, während an anderen keine Spur davon zu finden ist.

Die *Natur des Faulschlammes* soll in einem besonderen Kapitel behandelt werden. An dieser Stelle sei nur gesagt, daß sich dieser als schwarze bis braune, meist flockige Masse darstellt, die den Boden der Gewässer tief bedeckt. Er verdankt seine Entstehung den verschiedensten abgestorbenen Pflanzen oder verunreinigenden Zuflüssen. Die in die Gewässer gelangten hochmolekularen Stoffe erfahren hier eine Aufspaltung, wobei der von der Oberfläche her oder von chlorophyllführenden Pflanzen zugeführte Sauerstoff schnell verbraucht, das Wasser aber mit CO_2 und H_2S beladen wird. Die Anwesenheit des Faulschlammes verrät sich, abgesehen von dem charakteristischen Geruch des H_2S , dem bloßen Auge in den typischen Fällen vor allem durch das

Auftreten rosaroter Flöckchen oder durch einen beim Stehenlassen an der Lichtseite auftretenden roten Überzug auf dem Schlamm oder am Glase, in beiden Fällen erzeugt durch rote Schwefelbakterien, unter denen *Lamprocystis roseo-persicina* und Angehörige der Gattung *Chromatium* vorherrschen.

Von den *physikalischen Milieufaktoren* erscheint die *Temperatur* besonders wichtig. Sie wurde deshalb stets gemessen und findet sich in den Tabellen 9ff. unter *Tw* und *Tl* als Wasser- bzw. Lufttemperatur verzeichnet. Eine bestimmte Physiognomie zeigten die Gewässer in dieser Hinsicht nicht, die einen sind zwar relativ warm, die anderen aber relativ kalt; sie sind ja meist klein und seicht und folgen daher den Temperaturänderungen der Atmosphäre in engen Grenzen. Es zeigte sich, daß die vorhandenen Temperaturunterschiede zwischen den einzelnen Gewässern ebensowenig wie die täglichen Schwankungen einen erkennbaren Einfluß auf die Ziliaten ausübten, daß aber den jahreszeitlichen Unterschieden sehr wohl eine regulatorische Bedeutung zukommt, wie weiter unten noch gezeigt werden soll.

Die *Bewegung der Wasseroberfläche durch den Wind* wurde wegen der damit gegebenenfalls verbundenen gesteigerten Zirkulation ebenfalls ständig im Auge behalten und in den Tabellen notiert. Der Einfluß dieses Faktors wird natürlich bei den meisten Gewässern durch die starke Bewachsung mit Lemnen und hoch stehenden Sumpfpflanzen sehr herabgemindert, bei den im Walde gelegenen Fundstellen scheidet er praktisch aus.

Der Einfluß der *Lichtintensität* (Bewölkungszustand des Himmels, Tageszeit) ist wegen der Abhängigkeit der O_2 -Produktion der Pflanzen von diesem Faktor von Wichtigkeit, auch diese Daten wurden in die Tabellen aufgenommen.

Eine *chemische Untersuchung* der Gewässer, welche die *Gesamtheit* der im Wasser *anwesenden Stoffe* berücksichtigt hätte, konnte leider nicht vorgenommen werden. Selbst wenn nur die wichtigeren Salze und Gase berücksichtigt worden wären, so hätte doch die chemische Untersuchung von 30 zerstreut liegenden Gewässern neben der selbstverständlich weiterlaufenden faunistischen einen Arbeitsballast bedeutet, dem ein einzelner nicht gewachsen ist. Nach neueren Untersuchungen (WAGLER 1923) kommt den zahlreichen im Wasser gelösten Stoffen, wenigstens in der im Freien meist vorliegenden Konzentration, zudem lange nicht die Bedeutung für die tierischen Organismen zu, die man ihnen früher zum Teil wohl zusprechen wollte. Eine wichtige Ausnahme hiervon bilden der im Wasser gelöste O_2 und H_2S , die deshalb auch im Laufe eines Jahres genau beobachtet wurden, allerdings aus technischen Gründen nicht in allen Gewässern, sondern nur in zwei ganz besonders charakteristischen Faulschlammtümpeln, in Gewässer Nr. 7 und 11.

Die Ergebnisse werden im folgenden Kapitel besprochen. Für alle übrigen Stoffe, besonders für die im Wasser vorhandene Elektrolyte, gilt das LIEBIGSche Gesetz des Minimums.

6. Der Faulschlamm.

Unter Faulschlamm wird hier der *schwarze bis braune, in der Regel flockige, seltener fettige Bodenbelag der süßen Gewässer verstanden, in welchem hochmolekulare Stoffe meist pflanzlicher Herkunft unter Abwesenheit von Sauerstoff so zersetzt werden, daß freier Schwefelwasserstoff entsteht, der sich in den untersten O_2 -freien Wasserschichten löst.* Das Auftreten von Schwefelwasserstoff wird als entscheidendes Kriterium betrachtet.

Merkwürdigerweise ist dem Faulschlamm oder Sapropel als Lebensmilieu eine besondere Beachtung noch nicht zuteil geworden. Die meisten Beobachter, die biologische Untersuchungen in Faulschlammgewässern angestellt haben, beschränken sich auf die bloße Angabe, daß das Wasser am Grunde nach H_2S roch oder daß der Sauerstoff in den tieferen Gewässerschichten fehlte. Zum Teil mögen daran die technischen Schwierigkeiten Schuld tragen, die sich der quantitativen Bestimmung des H_2S entgegensetzen. Denn einesteils sind die Methoden zur Bestimmung des H_2S , wie sie dem Biologen zur Verfügung stehen, umständlich, schwierig und nicht frei von offensichtlichen, aber schwer vermeidbaren Fehlerquellen, andererseits ist die Forderung schwer zu erfüllen, ein zur Analyse geeignetes, klares Schlammfiltrat *an Ort und Stelle zu erhalten* (Methode S. 278).

Das Wort Sapropel stammt von POTONÉ, der sich bei der Beantwortung der Frage nach der Entstehung der Kohlen auch mit rezenten Prozessen beschäftigte und dabei einer Bildung diesen Namen gab, die sich mit unserem Faulschlamm-begriff deckt. Bei allen in der freien Natur in größerem Maßstabe sich abspielenden Zersetzungs Vorgängen organischer Massen, die wesentliche Mengen fester Substanz hinterlassen, handelt es sich um zwei durch Übergänge miteinander verknüpfte, ihrem Wesen nach aber grundverschiedene Prozesse, um *Vertorfung* oder um *Faulschlamm-bildung*. Die *Vertorfung* besteht darin, daß die absterbenden Reste der an Ort und Stelle stehenden Vegetation im Wasser zunächst *bei O_2 -Zutritt* verwesen, dann aber durch reichlich nachfallendes Material zugedeckt und von weiterer O_2 -Zufuhr abgeschnitten werden. Es entsteht unter diesen Umständen eine braune bis schwarze Masse, der Torf; der letzte und Hauptteil des Prozesses kann als *Inkohlung* bezeichnet werden. Bei der *Sapropelbildung* werden die Materialien sofort *vom Luftsauerstoff* oder von O_2 -haltigen Gewässerschichten *abgeschlossen*, was in den Gewässern, die wir hier im Auge haben, einfach dadurch geschieht, daß die zu Boden fallenden Pflanzenteile in

O₂-freie Wasserschichten absinken, wo sie Zersetzungsprozesse durchlaufen, die als *Reduktionen* zu gelten haben; bei der Torfbildung spielen, wie wir sahen, wenigstens anfänglich Oxydationen mit. Der Gesamtprozeß der Faulschlamm-bildung kann als *Bitumierung* bezeichnet werden. Als Endprodukt entstehen bei der Vertorfung braunschwarze, humusreiche Massen, wie sie allenthalben in Torflagern vorkommen; der Faulschlamm geht bei langer Fortdauer des Prozesses durch Druckwirkung darüber gelagerter Massen zunächst in eine gelatinös-elastische Substanz (Faulschlammgallert, Saprokoll), später in bituminöse Gesteine über, die beide reich an Kohlenwasserstoffen sind, was wohl zum Teil auf die ausgiebige Düngung des Faulschlammes mit abgestorbenen Mikroorganismen zurückzuführen ist. Es liegt im Wesen dieser beiden Prozesse, daß sie sich beide, ganz besonders aber die Faulschlamm-bildung, am ehesten in stehenden Gewässern abspielen, da das strömend bewegte Wasser durch immer neue Sauerstoffzufuhr die Faulschlamm-bildung meist überhaupt nicht aufkommen läßt oder aber bald in Verwesung überführt, bei der wegen der vollständigen Verbrennung keine festen, kohlenstoffhaltigen Substanzen übrig bleiben. In folgender Tabelle sind die erwähnten Prozesse im Anschluß an POTONÍÉ (1910) zusammengestellt.

Bezeichnung des Prozesses	Rolle des O ₂	Stattfindender chem. Prozeß	Endprodukt
Verwesung	O ₂ ausreichend vorhanden	Vollständige Oxydation	Hauptsächlich CO ₂ , Nitrate, Phosphate, H ₂ O, keine festen C-haltigen Stoffe
Vermoderung	O ₂ in geringeren Mengen vorhanden	Oxydation, z. T. Reduktion	C-reichere, H-ärmere Stoffe, Moder, Humus
Vertorfung	Zunächst Gegenwart von O ₂ , dann Abschluß von O ₂	Im wesentlichen Reduktionen. Inkohlung	C-reiche. H-arme Stoffe, Torf, Humus
Faulschlamm-bildung	Abschluß von O ₂	Reduktionen, Bitumierung	C-ärmere, H-reichere Stoffe, Sapropel, Saprokoll

Das Verdienst, die Aufmerksamkeit der Biologen auf den Lebensbezirk des Faulschlammes gelenkt zu haben, gebührt LAUTERBORN (1901, 1915). Er hat durch seine Veröffentlichungen vor allem den Grund

zu unserer Kenntnis der Lebewelt der Faulschlammgewässer gelegt, während er sich mit dem Chemismus des Milieus weniger befaßt.

Außer ihm hat sich nur noch der russische Hydrobiologe RYLOV (1923, 1924) mit den Faulschlammgewässern näher beschäftigt, weshalb auf seine Arbeit im folgenden mehrfach hinzuweisen sein wird. Den eigentlichen Faulschlamm hat RYLOV jedoch nicht untersucht; er schöpft vielmehr mit einem selbst konstruierten „Bathometer“, der Wasser 30 cm über dem Grunde aufnimmt. Wir werden bald sehen, daß diese Entfernung eine Spanne ist, innerhalb deren ganz gewaltige Differenzen auftreten können.

Im Meerwasser bildet das Vorkommen von Schwefelwasserstoff schon seit längerer Zeit Gegenstand von Untersuchungen. So konstatierte LEBEDINZEFF im Schwarzen Meere unterhalb von 183—200 m zunehmenden H_2S -Gehalt, der alles Leben auslöscht, von anaëroben Bakterien abgesehen. Der O_2 -Gehalt nimmt von der Oberfläche aus nach der Tiefe hin ab und erreicht schon vor der H_2S -Zone den Gehalt = Null. Ähnlich liegen die Verhältnisse im Kaspisee, wo KNIPOWITSCH Untersuchungen ausführte. Bekannt ist auch das gelegentliche Auftreten von H_2S in den norwegischen Austernpollen (HELLAND-HANSEN 1908). Alle diese Arbeiten beschränken sich auf die Feststellung von H_2S im Wasser; dem auf dem Meeresgrunde ruhenden Schlamm wird weniger Aufmerksamkeit gewidmet. Die Verhältnisse liegen im freien Meere ganz anders als im Süßwasser; denn einmal kommen hier ganz andere Tiefen in Frage als zumeist in den Süßwässern, andererseits fallen hier die Pflanzen als die hauptsächlichen Faulschlammerzeuger fort. Im großen und ganzen sind die Fälle, in denen H_2S am Grunde des Meeres konstatiert worden ist, relativ selten, und man könnte die Faulschlambildung geradezu als spezifische Eigentümlichkeit des Süßwassers ansprechen, wenn nicht die Küsten, an denen große Mengen von Algen ans Land geworfen werden, die bei der Zersetzung H_2S liefern und ähnliche Verhältnisse entstehen lassen wie im Süßwasser, eine wichtige Ausnahme bildeten.

7. Chemische Untersuchungen an zwei Faulschlammgewässern.

Wie oben bereits erwähnt, konnte die chemische Untersuchung nicht auf alle in den Gewässern vorkommenden Stoffe und auch nicht auf alle Gewässer ausgedehnt werden. Es blieb eigentlich nur die Wahl, von einem oder von einigen besonders typischen Gewässern möglichst viele Stoffe oder aber nur die biologisch wichtigsten, den O_2 und den H_2S , zu untersuchen, dafür aber in möglichst vielen Einzelproben während eines größeren Zeitraumes. Von der quantitativen Bestimmung aller in diesen Gewässern vorhandenen Stoffe wurde abgesehen, weil zu erwarten war, daß die aufgewendete Mühe, grob gesagt, nicht lohnen

würde (vgl. WAGLER 1923). Es wurden vielmehr zwei der typischen Faulschlammgewässer, die mir hinsichtlich ihrer faunistischen Eigenheiten aus dreijähriger Untersuchungszeit genau bekannt waren, während eines Jahres an möglichst vielen Stichtagen einer eingehenden Untersuchung in bezug auf die Menge und die Verteilung des Sauerstoffes und Schwefelwasserstoffes und auf die Wasserstoffionenkonzentration unterworfen.

Wenn der O_2 und H_2S für unsere Gewässer als die biologisch wichtigsten Stoffe bezeichnet worden sind, so bedarf dies hinsichtlich des H_2S wohl keiner näheren Begründung, da ja eben dieser Stoff dem Gewässertypus Namen und Charakter aufgeprägt hat; der Sauerstoff aber ist in den Gewässern der natürliche Antagonist des H_2S , beide schließen sich bis zu einem gewissen Grade aus, da der O_2 den H_2S oxydiert. Es lag daher nichts näher, als in dem labilen System O_2 — H_2S beide Komponenten quantitativ zu untersuchen.

Die beiden untersuchten Stellen wurden auf Seite 268 u. 269 bereits beschrieben.

Methodisches.

1. Die *Bestimmung des im Wasser gelösten H_2S* erfolgte nach DUPASQUIEUX-FRESENIUS (in: OHLMÜLLER und SPITTA 1924). Dem Verfahren hatten einige Mängel an, die vor allem darin bestehen, daß einige andere Stoffe (Thiosulfate, die sich im freien Wasser finden können, organische Verbindungen) das Resultat zu hoch erscheinen lassen. Ich habe diese Fehler dadurch auszuschalten versucht, daß ich die J-Menge bestimmte, welche das Probewasser zu binden vermag, nachdem der freie H_2S zum Verschwinden gebracht worden war. Zu diesem Zwecke wurden je drei Proben des stark nach H_2S riechenden Wassers aus den Gewässern Nr. 7 und 11 benutzt. Die erste wurde 10 Minuten gekocht, bis der H_2S -Geruch verschwunden war und Bleipapier nicht mehr geschwärzt wurde. Da angenommen werden konnte, daß durch das Kochen organische, J-entfärbende Stoffe vernichtet werden, wurde eine zweite Probe 30 Minuten lang auf nur 50° erhitzt. Eine dritte Probe wurde nach Versetzen mit $AgNO_3$ filtriert. In allen drei Proben wurde nunmehr die J-Menge bestimmt, die nach Zusatz von Stärkelösung hinzugefügt werden kann, ehe Blaufärbung eintritt und das arithmetische Mittel, auf das Flaschenvolumen reduziert, ein für allemal als Korrektur benutzt, da eine jedesmalige Wiederholung der Prozedur zu zeitraubend gewesen wäre.

2. Die *Sauerstoffbestimmung* erfolgte anfangs nach der von LEHMANN und FITZAU (OHLMÜLLER und SPITTA 1924) bzw. von NOLL modifizierten WINKLERSchen Methode, vom 28. 9. ab nach ALSTERBERG (1926).

3. *Bestimmung der Wasserstoffionenkonzentration.* Sie wurde mittels des BRESSLAUSCHEN Apparates (BRESSLAU 1925) nach angegebener Vorschrift ausgeführt.

4. *Die Entnahme des Wassers.* Sowohl zur O_2 -, wie auch zur H_2S -Bestimmung wurden die WINKLERSchen Sauerstoffflaschen mit eingeschliffenem, schief abgestutztem Glasstöpsel und bekanntem Volumen benutzt. Von der Oberfläche ließ ich das Wasser durch ein vorgehaltenes Stück Müllergaze langsam in die Flasche einfließen. Um das Wasser tieferer Schichten klar zu erhalten, benutzte ich folgende Vorrichtung

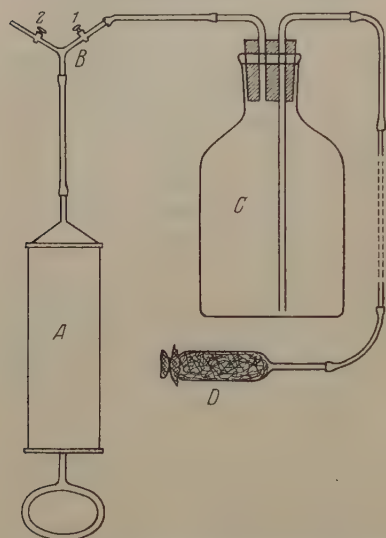


Abb. 54. Vorrichtung zur Entnahme des Wassers aus Schlammtümpeln. A = Pumpe, B = Glasrohr mit den Stöpseln 1 und 2, C = Winklerflasche, D = Filter mit Watte, Papierfilter und Planktongaze vorgebunden.

(Abb. 54): Die Saugpumpe A steht durch Gummischlauch mit dem Y-förmigen Glasrohr B mit den eingeschliffenen Glashähnen 1 und 2 in Verbindung. Ein Schenkel führt durch Vermittlung eines Gummischlauches in die WINKLERSche Flasche C, der andere Schenkel führt nach außen. Der doppelt durchbohrte Gummistopfen, mit dem die WINKLER-Flasche verschlossen ist, trägt zwei Glasröhrchen, von denen das eine bis auf den Boden des Gefäßes reicht, während das andere nicht ganz aus der Durchbohrung hervorschaut. Ersteres steht mittels Gummischlauches mit dem Glastrichter D in Verbindung, der mit Watte fest zugestopft und mit einem Müllergazestückchen überbunden wird. Wenn nötig, kann zwischen Gaze und Watte noch ein Papier-

filter eingelegt werden. Wenn Hahn 1 geöffnet, Hahn 2 geschlossen ist, kann das Wasser in die Flasche C aufgesaugt werden. Nach Schließen von Hahn 1 und Öffnen von 2 wird die Pumpe wieder geleert.

Dieser einfache Apparat hat den Vorteil, daß er gestattet, das Wasser aus jeder gewünschten Tiefenzone zu entnehmen. Der Aufnahmetrichter D kann sogar in den Schlamm gesteckt werden, und wenn auch naturgemäß das Wasser wegen Verstopfung des Filters dann nur schwach läuft, so kann man doch mühelos ein klares Filtrat erhalten. Nachdem die Flasche C gefüllt ist, wird stets noch ein mindestens dem Volumen der Flasche gleiches Quantum Wasser durch den Apparat gesaugt, damit alles Wasser verdrängt wird, das mit der atmosphärischen Luft in Berührung gestanden hat.

a) Verteilung des Sauerstoffes in den Gewässern 7 und 11.

(Tabelle 1—4, Abb. 55, 56.)

Zunächst muß auffallen, daß in den Gewässern O_2 überhaupt vorhanden ist. Das ganze Aussehen der Tümpel, der H_2S -Geruch des Wassers, wenn man dieses schöpft, die geringe Tiefe des freien Wassers, das über dem schwarzen, übelriechenden Schlamm steht, die Unmenge von toten, in allen möglichen Zersetzungsphasen befindlichen Pflanzenresten, die in das Wasser hineinhängen oder in diesem vor dem definitiven Absinken noch flottieren: Alles dies kann in dem Beschauer leicht die Meinung entstehen lassen, daß in diesen „stinkenden Gräben“ überhaupt kein O_2 enthalten ist. Die Analyse belehrt eines besseren. *Es ergibt sich die Tatsache, daß freier O_2 niemals fehlt, selbst nicht in dem seichten, kaum 12 cm tiefen Gewässer Nr. 11*, bei dem man doch annehmen könnte, daß die H_2S -Produktion am Grunde hinreicht, um das gesamte Gewässer zu erobern und allen O_2 zu verdrängen.

Die absoluten O_2 -Zahlen sind sogar bisweilen recht hoch und kommen mit 7,509 mg in Nr. 11 (17. 3.) und 18,7 in Nr. 7 (17. 3.), das bedeutet eine Übersättigung von 62,6%, den Verhältnissen in reinen Gewässern erstaunlich nahe (Bodensee im Märzmittel nach AUERBACH, MÄRKER, SCHMALZ 1924 = 11,79 mg pro Liter). Aber, hierin liegt das Wesentliche bei Faulschlammgewässern, *die O_2 -haltige Decke ist nur dünn*; schon 5 cm unter der Oberfläche (Nr. 11) ist an vielen Tagen gar kein O_2 mehr vorhanden, immer aber viel weniger als an der Oberfläche. *Die Grundzone ist ohne Ausnahme O_2 -frei*. Die O_2 -freie Zone besitzt in Nr. 11 etwa 10 cm (= 66% der Gesamttiefe), in Nr. 7 etwa 15 cm (= 50%). Mächtigkeit. Zwischen beiden Zonen liegt eine Übergangsschicht, in der sowohl O_2 wie auch H_2S in geringen Mengen vorhanden sind. Eine Zone, in der weder O_2 noch H_2S vorhanden sind, existiert nicht, stets greifen die Verbreitungszonen beider Stoffe etwas übereinander (Abb. 55).

Die Oberfläche bietet in ihrer O_2 -Führung (Tab. 3, 4) ein sehr unruhiges Bild. Der O_2 -Gehalt steigt z. B. in Nr. 7 von 67,3% der Sättigung am 8. 3. ganz unvermittelt auf 162,6% am 17. 3. und fällt sofort wieder auf 74% am 23. 3., ohne jene abnorme Höchstzahl im ganzen Jahre noch einmal zu erreichen. Der Grund für diese Unstetigkeit liegt in der leichten *Beeinflußbarkeit der Oberflächenschicht durch Witterungseinflüsse*, insbesondere den Wind. So finden wir z. B. in Nr. 7 am 1. 3. einen O_2 -Gehalt von 11,7 mg (= 96,6% Sättigung), nachdem wenige Tage vorher das Eis geschmolzen war, das den O_2 -Gehalt auf 2,172 mg (= 15,9%) herabgedrückt hatte, eine Woche später, bei bedecktem Himmel und Windstille nur 8,352 mg (= 67,3%), wiederum eine Woche später am 17. 3. 18,7 mg (= 162,6%), bei Sonnenschein und starkem Westwind. Der Wind wirkt in unseren Gewässern vielleicht weniger durch Wellenbewegung (Gewässer sehr klein, *Lemna*-Bedeckung), als

vielmehr dadurch, daß er immer neue Luftmassen mit der Wasseroberfläche in Berührung bringt und verhindert, daß sich über dem Wasserspiegel eine O_2 -arme, durch Abkühlung schwere Luftschicht ansammelt. An der Fundstelle Nr. 11, die nach S, W und N gegen Wind geschützt ist, sind keine derartigen Sprünge zu bemerken; in diesem Gewässer verlaufen alle Änderungen im O_2 -Gehalte der Oberflächenschicht stetiger. Außer der Oberflächenabsorption sind an dem Zustandekommen der O_2 -Durchlüftung auch die grünen Pflanzen und mittelbar der Zustand des Himmels beteiligt, doch tritt der Einfluß dieses Faktors zurück. An dem erwähnten Maximum können sie nicht wesentlich beteiligt gewesen sein, weil sich bei der mikroskopischen Kontrolle herausstellte, daß an dem betreffenden Tage keine in die Augen fallende Zunahme der für eine O_2 -Produktion in Frage kommenden pflanzlichen Organismen (*Synura uvella*, *Gymnodinium cinctum*) zu beobachten war. Im allgemeinen kann man aus den in Tabelle 2 von Gewässer Nr. 7 angeführten O_2 -Zahlen beim Vergleich mit den unten stehenden Angaben über den Zustand des Himmels eine schwache Tendenz zur Zunahme des O_2 bei Sonnenschein erkennen; sie ist aber nur gering.

Daß der Oberflächenabsorption für die O_2 -Führung der Oberfläche große Bedeutung zukommt, erkennt man auch aus den O_2 -Zahlen bei Eisbedeckung (8. II.—25. II.). Während dieser Tage sinkt mit zunehmender Eisdecke der O_2 -Gehalt beständig von der anfänglich vorhandenen Menge von 8,422 mg auf 2,172 mg am vorletzten Eistage (Nr. 7). Die Zufuhr von der Atmosphäre her ist erschwert, die Pflanzen sind nicht imstande, den gesamten O_2 -Bedarf zu decken. Sofort nach dem Verschwinden des Eises schnellte die O_2 -Zahl wieder auf 11,7 in die Höhe. Bemerkenswert ist ferner noch die Tatsache, daß der Sauerstoff sich unter Eis überhaupt so lange erhält. Man könnte meinen, daß der O_2 -Verbrauch durch H_2S und organische Verbindungen in den Faulschlammgewässern so enorm ist, daß sofort oder doch sehr bald nach Abschluß von der Atmosphäre durch die Eisdecke der O_2 vollständig verbraucht wird und der H_2S bis zur Oberfläche vordringt.

Der *Einfluß der Gewässertiefe* auf die Sauerstoffführung ist deutlich erkennbar (Tabellen 1—4). Sowohl die absoluten O_2 -Zahlen, wie auch die Sättigungswerte sind in dem nur etwa 12 cm tiefen Gewässer Nr. 11 fast ausnahmslos viel niedriger als in dem 25 cm tiefen Nr. 7. Es drückt sich hierin nicht etwa nur die intensivere H_2S -Produktion in dem erst-erwähnten Gewässer aus; denn obwohl z. B. am 15. VI. in Nr. 11 nur 3,954 mg H_2S , in Nr. 7 aber 8,834 mg am Grunde vorhanden waren, so ist gleichwohl in dem seichteren Gewässer Nr. 11 der O_2 -Gehalt an der Oberfläche nur 0,350 mg gegen 7,96 mg in Nr. 7. Ich möchte diese Erscheinung auf die geringe Wassertiefe in Nr. 11 zurückführen. In seichten Gewässern rückt, annähernd gleiche H_2S -Produktion vorausgesetzt, die

Ausgleichszone, in der O_2 und H_2S gebunden bzw. umgesetzt werden, näher an die Oberfläche heran als in tieferen.

Was die O_2 -Gehalte der beiden Gewässer im Verlaufe des ganzen Jahres anbetrifft, wie sie aus Abb. 56 ersichtlich sind, so ist noch darauf hinzuweisen, daß Anfang März in beiden Gewässern ein sprungartiges Ansteigen der Kurve erfolgt, das auf die zunehmende Produktion an pflanzlichen Planktonten (*Gymnodinium cinctum*) zurückzuführen ist.

Die Sauerstoffzehrung ist in beiden Gewässern wegen der Anwesenheit bedeutender Mengen oxydierbarer Substanzen beträchtlich. In Gewässer Nr. 7 ist von der im Oberflächenwasser ursprünglich vorhandenen O_2 -Menge nach 16 Std. durchschnittlich 50%, in Wasser aus 15 cm Tiefe 63,7% aufgebraucht. In Nr. 11 betragen die entsprechenden Werte 95,3% bzw. 100%.

In Hinsicht auf die allgemein hydrobiologische Praxis verdient hervorgehoben zu werden, daß selbst in kleinen und seichten Gewässern ganz erhebliche Zonendifferenzen hinsichtlich des Gasgehaltes bestehen können und daß man infolgedessen bei der Probeentnahme ganz besondere Vorsicht walten lassen muß, bevor man ein Gesamturteil fällt.

b) Die Verteilung des Schwefelwasserstoffes in den Gewässern Nr. 7 und 11 (Tabellen 5 u. 6, Abb. 55, 56).

Der H_2S ist in den Faulschlammgewässern der Antagonist des O_2 , und beide können sich schon aus diesem Grunde nicht gleichzeitig an ein und derselben Stelle in maximalen Mengen finden. Der O_2 beherrscht vielmehr die Oberfläche, der H_2S die Schlammzone und die unmittelbar darüber gelegenen Schichten (Abb. 55). Nach der Oberfläche zu nimmt er rasch ab; die obersten Schichten werden in dem untersuchten Tümpel Nr. 7 nie, in dem sehr seichten Nr. 11 dagegen öfters erreicht, besonders dann (3. VI.—19. VIII.), wenn bei starker H_2S -Produktion der O_2 -Gehalt (hohe Gewässertemperaturen!) sehr niedrig ist. Wichtig ist die Tatsache, daß in der Bodenschicht H_2S in beiden Gewässern niemals fehlt. Der Gewässertypus ist also im ganzen dadurch charakterisiert, daß am Grunde H_2S vorhanden ist, während O_2 fehlt, an der Oberfläche dagegen O_2 , bei Abwesenheit von H_2S ; seichte Gewässer durchbrechen diese Regel zuungunsten des O_2 . Zwischen den Zonen des maximalen H_2S -Gehaltes (Boden) und des maximalen O_2 -Gehaltes (Oberfläche) liegt eine Ausgleichsschicht, d. i. eine Zone, in der beide Stoffe zusammentreffen und sich gegenseitig aufheben.

Versucht man, aus dem Verlaufe der H_2S -Kurven (Abb. 56a, b) einen Schluß auf die Beeinflussung der H_2S -Produktion durch äußere Faktoren zu ziehen, so stößt man auf große Schwierigkeiten, da in diesem Punkte bedeutende Unterschiede zwischen den beiden Kurven bestehen.

Tabelle

Verteilung des H_2S
In m

Tiefe in m	1 9. 2.	2 10. 2.	3 12. 2.	4 17. 2.	5 20. 2.	6 23. 2.	7 1. 3.	8 8. 3.	9 17. 3.	10 23. 3.	11 28. 4.	12 30.
Oberfläche	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0,15	0,25	0,352	0,314	0,82	0,375	0,246	1,238	0,204	0,286	1,538	0,1	0,1
0,30	8,901	8,926	6,926	3,709	2,795	0,573	1,309	1,297	1,245	4,836	2,542	2,62
(Grund)												

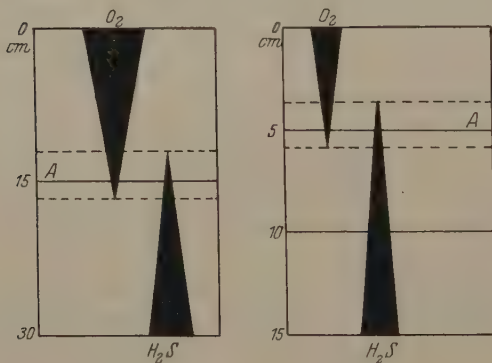
Tabelle

Verteilung des H_2S
In m

Tiefe in m	1 9. 2.	2 10. 2.	3 15. 2.	4 17. 2.	5 20. 2.	6 23. 2.	7 1. 3.	8 8. 3.	9 17. 3.	10 23. 3.	11 28. 4.	12 4. 5.
Oberfläche	0	0	0	0,154	0	0	0,191	0	0	0	0	0
0,05	0,156	0,232	0,251	1,22	0,298	0,231	0,24	0,23	0,233	0,75	0,335	0,1
0,15	1,251	1,421	1,365	1,26	1,383	1,39	5,28	3,25	3,321	6,55	4,069	4,03
(Grund)												

Im allgemeinen scheint die H_2S -Produktion im Sommer größer zu sein als im Winter (Gewässer Nr. 11). Dafür sprechen auch die Beobachtungen v. HELLAND-HANSEN (1908) an norwegischen Austernpollen, in

denen die H_2S -haltige Zone im August und September am mächtigsten war. BAVENDAMM (1924) ist der Meinung, daß Frühjahr und Herbst der Entwicklung von H_2S am günstigstensind, weil während dieser Jahreszeiten große Mengen organischer Substanzen von der vor-
ausgegangenen Vegetationsperiode zur Verarbeitung bereit liegen. Es muß jedoch davon abgesehen werden, aus vorliegenden



Nr. 7.

Nr. 11.

Abb. 55. Schema der Verteilung des O_2 und des H_2S in den Faulschlammgewässern Nr. 7 u. 11. Durchschnittszahlen. 1 mg wurde = 1 mm gesetzt. Tiefe in cm. A = Ausgleichsschicht.

zwei Kurven, den einzigen, die in der Literatur bis jetzt vorhanden sind, Schlüsse abzuleiten; an diesem Punkte müssen fernere Untersuchungen anknüpfen.

Nr. 5.

in Gewässer Nr. 7.

pro Liter.

13 4. 5.	14 15. 5.	15 3. 6.	16 15. 6.	17 30. 6.	18 9. 7.	19 20. 7.	20 1. 8.	21 19. 9.	22 28. 9.	23 19. 10.	24 29. 11.	25 20. 1.
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0,701	0,509	1,01	4,499	0,993	0,81	0,1	0,125	0,12	0,772	0,35	0,12	0,1
2,274	2,431	4,682	8,834	2,335	2,456	2,24	2,131	2,42	2,59	3,12	4,921	7,93

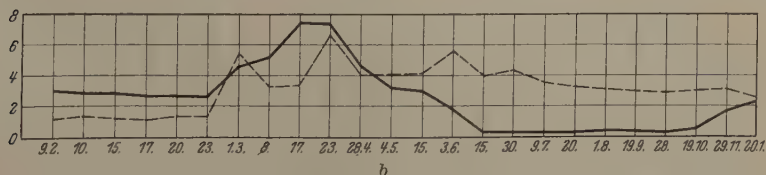
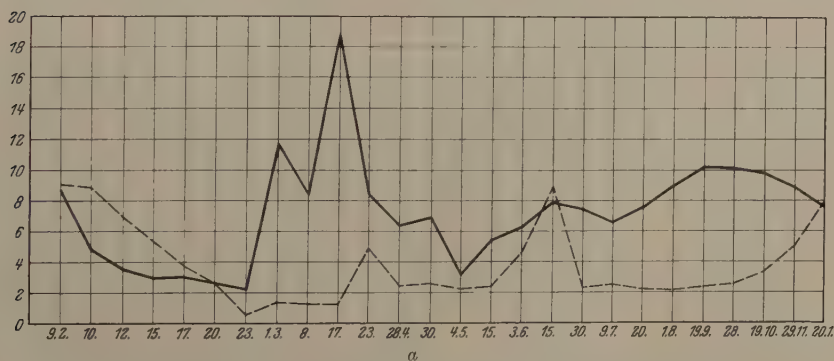
Nr. 6.

in Gewässer Nr. 11.

pro Liter.

13 15. 5.	14 3. 6.	15 15. 6.	16 30. 6.	17 9. 7.	18 20. 7.	19 1. 8.	20 19. 9.	21 28. 9.	22 19. 10.	23 29. 11.	24 20. 1.
0	0,12	0	0,13	0,167	0,134	0	0,151	0	0	0	0
0,149	1,213	0,714	1,326	1,921	1,261	0,934	1,116	1,01	1,21	1,04	1,3
4,120	5,630	3,954	4,21	3,567	3,216	3,102	3,015	2,967	3,02	3,105	2,65

Die absoluten H_2S -Werte sind beträchtlich. Zahlen wie 8,926 mg (Nr. 7 am 10. II.), selbst 4,33 mg im achtwöchigen Durchschnitt vom 28. IV. bis 30. VI. in Gewässer Nr. 11, müssen nach den zur Verfügung

Abb. 56. Verteilung des O_2 und des H_2S , a in Gewässer Nr. 7, b in Gewässer Nr. 11.

— = O_2 in mg pro Liter (an der Oberfläche). — — — = H_2S in mg pro Liter (am Grunde).

stehenden Vergleichszahlen von RYLOV (1924), den einzigen, die ähnliche Gewässer betreffen, so bewertet werden. RYLOV fand (Tabelle untenstehend) in einem 2 m tiefen Teiche, allerdings 30 cm über dem Boden, die maximale Menge von 4,107 mg pro Liter.

H₂S-Gehalt im Kristallteiche bei Alt-Peterhof. (Nach RYLOV.)

In m	4. 1. In mg ‰	18. 1. In mg ‰	17. 3. In mg ‰	9. 3. In mg ‰	25. 3. In mg ‰
0	Spuren	0,303	2,744	0	0
1	„	0,480	2,761	1,540	0
2	0,347	0,704		2,892	3,962
Grund	0,674			3,225	4,107

Weit höher liegen die H₂S-Zahlen folgender Gewässer, die aber einen direkten Vergleich mit den unseren nicht zulassen, da es sich hierbei zum Teil um Salzwässer, zum Teil um Süßwässer von großer Tiefe oder um Schwefelquellen handelt, in denen ganz andere Bedingungen herrschen als in unseren flachen Faulschlammtümpeln. Die H₂S-Mengen sind stets in Milligramm pro Liter angegeben.

1. Rotsee bei Luzern. (Nach DÜGGELI 1918.)

In m	H ₂ S in mg ‰
4	3,6
5	4,6
6	4,9
8	5,8
10	7,5
13	7,48
15	6,04

Hauptquelle: Abbau von Eiweißstoffen.

2. Ritomsee (Schweiz). (Nach DÜGGELI 1919.)

In m	H ₂ S in mg ‰	O ₂
12	0	0
13	6,1	0
13,5	19,4	0
20	26,0	0
25	28,0	0
30	30,5	0

Hauptquelle: Sulfatreduzierende Bakterien.

3. Weißowosee (Charkow), Salzsee. (Nach NADSON 1903.)

In m	H ₂ S in mg ‰
16	9,00
18,1	134,51
18,7	281,73

Hauptquelle: Sulfatreduzierende Bakterien. (S. S. 290.)

4. Hemmelsdorfer See bei Lübeck. Nach Einbrechen von Seewasser.
(Nach GRIESEL 1921.)

In m	H ₂ S in mg ‰
33	234
35	291
40	283
43	304

Hauptquelle: Faulende organische Substanzen.

5. Hallwiler See. (Nach GÜNTERT 1920.)

In 42 m Tiefe 2,015 mg ‰. Im Schlamm 264,00 mg ‰.

Hauptquelle: Organische Substanzen.

6. Lac de la Girotte. (Nach DELEBEQUE 1898.)

In 100 m Tiefe. 15,5 mg H₂S ‰.

7. Mofjord bei Bergen. (Nach LEBEDINZEFF 1905, zit. nach ALSTERBERG 1926.)

In m	O ₂ in ccm	H ₂ S in mg ‰
0	7,90	0
10	7,40	0
20	5,10	0
30	4,00	0
40	2,43	0
50	0,86	0
60	1,40	0,02
100	0,24	0,52
200	0,22—0,17	1,36

Hauptquelle: Faulende organische Substanzen.

8. Gewässer bei Stockholm. (Nach SONDEN, zit. nach ALSTERBERG 1926.)

In m	O ₂ in ccm	H ₂ S in mg ‰
0	8,5	0
5	8,6	0
10	0,6	0
11	0,1	0,8
12	—	1,6
13	—	2,0

9. Schwarzes Meer. (Nach LEBEDINZEFF, zit. nach BAVENDAMM 1924.)

In m	H ₂ S in mg ‰
213	0,50
427	3,38
2026	8,45
2528	9,98

Hauptquelle: Sulfatreduzierende Bakterien.

10. Kaspisee. (Nach KNIPOWITSCH 1922.)

In m	H ₂ S in cem ‰	In mg ‰
661	0,33	= 0,513
700	0,40	= 0,616
736	Spuren	
922	0,24	= 0,369

(An verschiedenen Stellen. Statt cem steht im Original cbm!)

11. Fauler See bei Berlin. (Nach BAVENDAMM 1924.)

Am 12. II. unter Eis 1,4 cem O₂, 7 mg H₂S ‰.

12. Mälarsee. (Nach HUSS 1913.)

Bis 4,4 mg H₂S ‰.

Die folgende Übersicht gibt eine Zusammenstellung der Maximalwerte des beobachteten H₂S.

	H ₂ S in mg ‰	Temperatur in °
1. Hemmelsdörfer See	304,00	—
2. Weissowosee	281,73	—
3. Hallwiler See	264,00	—
4. Bad Losdorf (Schweiz)	183,60	14,6
5. „ Sebastiansweiler	115,00	—
6. „ Lubien (Galizien).	100,00	10
7. „ Langenbrücken.	99,4	8,2
8. „ Schinznach (Schweiz)	86,4	34,4
9. „ Hechingen	72,98	11,25
10. „ Lenk (Schweiz)	68,00	11
11. „ Nenndorf	67,8	11
12. Quellen bei Krakau.	50,0	10
13. Bad Eilsen	49,7	11,5
14. „ Labassère	47,43	14
15. „ Langensalza	43,9	8,8
16. Ritomsee	30,5	—
17. Bad Pistyan	23,86	63
18. Lac de la Girotte	15,5	—
19. Bad Baden bei Wien	12,5	34,3
20. „ Kreuth	10,0	11
21. Schwarzes Meer	9,98	—
22. Bad Eaux Bonnes	9,33	33
23. Faulschlammtümpel Nr. 7, b. Leipz.	8,926	2,1
24. Bad Heluan	7,19	30,5
25. Fauler See bei Berlin	7,00	—
26. Faulschlammtümpel Nr. 11, b. Leipz.	6,55	12,5
27. Rotsee (Schweiz)	6,04	—
28. Bad Achen	4,89	55
29. Mälarsee	4,4	—

	H ₂ S in mg ‰	Temperatur in °
30. Gewässer bei Stockholm	2,0	—
31. Bad Landeck	1,8	20
32. Mofjord	1,36	6,72
33. Prätigorsk (Kaukasus).	1,04	47,5
34. Lietzensee (Mark).	0,85	—
35. Kaspisee.	0,616	—
36. Bad Achen (Burtscheid).	0,07	50,5

Berechnet man aus den absoluten H₂S-Werten die *Sättigungswerte*, so ergeben sich in unseren Gewässern bemerkenswert niedrige Zahlen. die höchste beobachtete H₂S-Zahl von 8,926 (10. II. in Nr. 7) stellt nicht mehr als 0,14% der Menge H₂S dar, die sich bei der herrschenden Temperatur im Wasser zu lösen vermag, am 15. VI. handelt es sich bei ebenfalls sehr hoher absoluter H₂S-Zahl und hoher Temperatur (16°) um 0,18% der Sättigung; denn das Wasser hat für H₂S ein sehr hohes Lösungsvermögen. In 1 l lösen sich z. B. bei 2° (10,2) 4205,3 ccm = 6471,96 mg (KNAUTHE 1907). Diese Verhältnisse sind bemerkenswert insofern, als es unter diesen Umständen als ausgeschlossen gelten kann, daß H₂S ungelöst (als Gasbläschen) bis zur Oberfläche und zur freien Atmosphäre gelangt; man muß vielmehr annehmen, daß der gesamte entstehende H₂S sich zunächst im Wasser auflöst. Ich kann mir deshalb die von SPANDL (1923) geschilderten Befunde, wonach unter der Eisdecke befindliche Gasblasen bis zu 25% Volumenprozent H₂S, das Wasser aber nur „ganz wenig H₂S“ enthielt, nur so erklären, daß dieser H₂S in den an der Oberfläche, unter dem Eise, treibenden Detritusmassen gebildet wurde und nicht am Grunde, worüber sich SPANDL nicht weiter ausspricht.

Die Frage nach der *Entstehung des H₂S* und seinem weiteren Schicksal in den Faulschlammgewässern gehört zu den interessantesten Kapiteln der Hydrobiologie, gleichzeitig zu den kompliziertesten und zum Teil noch wenig geklärten. Die Sapropelziliaten sind an diesen Vorgängen nur indirekt beteiligt, insofern nämlich, als sie sich von Schwefelbakterien ernähren, d. h. von H₂S-Konsumenten.

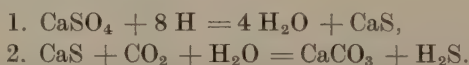
Die in Betracht kommenden Faktoren sind die in das Wasser gelangenden hochmolekularen Stoffe und gewisse schwefelhaltige anorganische Verbindungen auf der einen Seite und eine Reihe von Bakterien auf der anderen; um diese Faktoren gruppiert sich der *Kreislauf des Schwefels in den Faulschlammgewässern*. Da nun mit dem Auftreten der fast ausschließlich pflanzlichen Eiweißstoffe stets das der Zellulose verknüpft ist, vermehrt sich die Zahl der Urfaktoren um die Zellulose, die aber natürlich, da S-frei, mit der Bildung des H₂S an sich nichts zu tun hat (Abb. 57).

I. Produzenten von H_2S . Reduktionsprozesse.

Unter den Stoffen, die in den von uns betrachteten Gewässern für die H_2S -Bildung in Frage kommen, stehen die organischen Reste, in der Hauptsache Pflanzenteile, in erster Linie; die anorganischen S-Verbindungen treten hier als H_2S -Quelle zurück.

a) *Entstehung aus Eiweißstoffen*. Ein großer Teil der pflanzlichen Substanz besteht aus Protoplasma, das für zahlreiche Fäulnisbakterien einen günstigen Nährboden darstellt. Den Gewässern wird dieser zugeführt in Gestalt von absterbenden Lemmen, fallendem Laub, Schilfresten und ähnlichem. Die Pflanzenreste sinken auf den Grund und sammeln sich hier in dicker Schicht an. An der nunmehr einsetzenden Eiweißzersetzung beteiligen sich eine ganze Reihe von Bakterien, die teils, wie der *Bacillus putrificus*, anaërob, zum Teil auch, wie z. B. *Proteus vulgaris* und die gemeinen, früher als *Bacterium termo* zusammengefaßten Stäbchen, aërob wachsen. Die Zertrümmerung des Eiweißmoleküls kann auf verschiedenen Wegen vor sich gehen; gemeinsam ist ihnen das, was hier in Betracht kommt: Der im Eiweißmolekül vorhandene Schwefel wird als H_2S frei und geht im umgebenden Wasser in Lösung.

b) *Entstehung aus Sulfaten*. Als Beispiel sei das von BEIJERINCK (1895) untersuchte *Spirillum desulfuricans* angeführt, das in Süßwässern verbreitet ist. Es wächst unter O_2 -Abschluß und vermag z. B. Gips nach folgendem Schema zu reduzieren.



Die verwendeten Sulfate stammen zum Teil aus dem Boden; ein anderer Teil entsteht durch die Tätigkeit der H_2S -Konsumenten bei den im folgenden Abschnitte zu beschreibenden Prozessen, bei denen durch Oxydation des H_2S zunächst H_2SO_4 gebildet wird, die im Momente des Entstehens durch Karbonate in Sulfate verwandelt wird.

II. Konsumenten von H_2S . Oxydationsprozesse.

1. H_2S nur gelegentlich ausnutzende Bakterien.

a) *Thiosulfatbakterien*. Diese Gruppe von Bakterien oxydiert vor allem Thiosulfate unter Abspaltung von S zu H_2SO_4 . Unter Umständen sind aber gewisse Vertreter, z. B. *Thiobacillus thioparus*, auch imstande, H_2S zu oxydieren (BEIJERINCK 1904). Sie leben aërob.

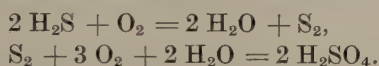
b) *Denitrifizierende Sulfatbakterien*. Hierbei handelt es sich um $\pm$ anaërobe Bakterien, die hauptsächlich Thiosulfate unter S-Abscheidung oxydieren, wobei der notwendige O_2 durch Reduktion von Nitraten unter N-Abspaltung gewonnen wird. Auch sie können unter Umständen H_2S an Stelle der Thiosulfate, des S usw. oxydieren (LIESKE 1912). Hierher

gehört das von BEIJERINCK (1904) als *Thiobacterium denitrificans* bezeichnete Stäbchen.

2. *Ausschließlich H_2S zersetzende Bakterien. Echte Schwefelbakterien.*

Während die vorige Gruppe nicht vollkommen auf den H_2S als S-Quelle angewiesen ist, umfaßt die Gruppe der echten Schwefelbakterien solche Formen, denen H_2S ein absolutes Bedürfnis ist. Sie spielen naturgemäß im Lebenshaushalt der Faulschlammgewässer die weitaus bedeutendste Rolle.

a) *Farblose Schwefelbakterien.* Zu dieser Gruppe gehören eine Reihe von fadenbildenden und nicht fädigen Formen, die den H_2S spalten, in ihrem Zellinneren S-Tröpfchen aufspeichern und schließlich zu H_2SO_4 weiter oxydieren, die durch die im Wasser vorhandenen Karbonate $CaCO_3$ und $CaH_2(CO_3)_2$ zu Sulfaten neutralisiert wird. Diese werden entweder von höheren Pflanzen aufgenommen oder von den oben besprochenen sulfatreduzierenden Bakterien weiter verwendet, in jedem Falle also in den Kreislauf des S wieder einbezogen. Die H_2S -Spaltung und Oxydation vollzieht sich etwa nach folgendem Schema:



Der zur Oxydation benötigte O_2 wird der Umgebung entnommen; die farblosen Schwefelbakterien sind aërob.

Sie finden sich vereinzelt in fast allen Gewässern, in größerer Menge besonders in Schwefelquellen und Faulschlammgewässern, in denen sie makroskopisch sichtbare, weißliche Überzüge am Boden bilden können. Von den fädigen Formen sind die wichtigsten *Beggiatoa* und *Thiotrix*, von den nicht fädigen *Achromatium*. Da sie alle O_2 zum Leben nötig haben und zwar, wie KEIL (1912) gezeigt hat, in ganz bestimmtem Verhältnis zum H_2S , richtet sich ihr Vorkommen in den Faulschlammgewässern nach der horizontalen Verteilung dieser beiden Gase. Die frei beweglichen suchen aktiv die für sie günstigste Schicht auf und bilden hier bisweilen (Nr. 7) bei Massenentfaltung eine milchig trübe „Bakterienplatte“; die fadenbildenden Formen siedeln sich von vorn herein in der günstigsten Zone an. In unseren Gewässern kommen besonders Angehörige der Gattungen *Thiotrix* und *Achromatium* vor.

b) *Die roten Schwefelbakterien.* Diese Gruppe zählt zu den auffallendsten Bakterien in allen untersuchten Faulschlammgewässern, sofern diese genügende Mengen von H_2S enthalten (z. B. Nr. 7 und 11). Sie gehören zu dem charakteristischen Organismenbestand der H_2S -Zone in diesen Gewässern und können geradezu als Leitformen für Faulschlammbildung angesehen werden. Sie treten koloniebildend (z. B. *Lamprocystis*) oder einzeln lebend auf (*Chromatium*). Erstere sieht man stets beim Schöpfen des Schlammes als rosarote Flöckchen, letztere kann

man bisweilen nach vorsichtigem Beiseiteschieben der *Lemna*-Decke am Grunde der Tümpel als dunkelrote Trübung im Wasser erkennen; in den Untersuchungsproben finden sie sich nach etwa einem Tage als roter Belag auf der Lichtseite des Glases.

Die roten Schwefelbakterien verarbeiten den H_2S in derselben Weise wie die farblosen, d. h. sie oxydieren ihn zu H_2SO_4 ; sie sind ferner ebenso wie diese durchaus an das Vorhandensein von H_2S gebunden. Da sie aber anaërob leben, benutzen sie eine andere O_2 -Quelle als die farblosen, nämlich CO_2 . Wie SKENE (1914) und BAVENDAMM (1924) gezeigt haben, besteht die größte Wahrscheinlichkeit dafür, daß diese Bakterien unter dem Einflusse des Lichtes mittels ihres Farbstoffes CO_2 assimilieren und den frei werdenden Sauerstoff zur Oxydation des H_2S ausnutzen. CO_2 steht ihnen im Wasser zur Verfügung, zum Teil entsteht es bei der Neu-

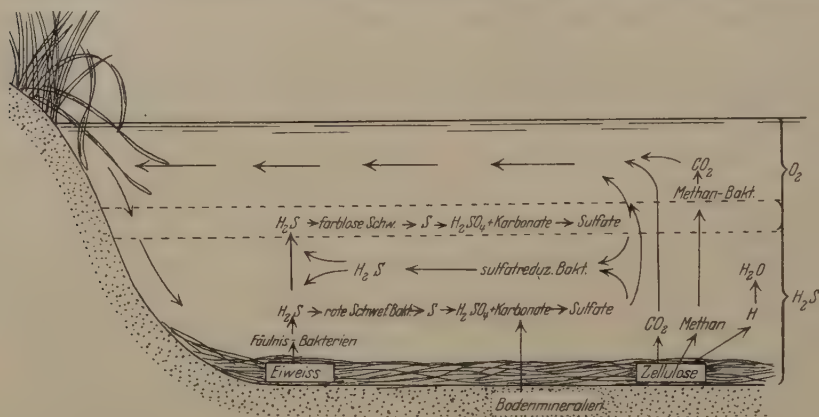


Abb. 57. Schema des Stoffkreislaufes in den Faulschlammgewässern.

tralisation der gebildeten H_2SO_4 aus Karbonaten. Für die Abhängigkeit vom Lichte ist der Umstand wichtig, daß nach den Untersuchungen von BUDER (1919) selbst eine dichte *Lemna*-Decke soviel des für die Bakterien notwendigen Lichtes (infrarote Strahlen) durchläßt, daß eine Benachteiligung durch die Lemnen nicht eintritt. Die Meinungsverschiedenheiten darüber, ob die roten Schwefelbakterien an das Vorhandensein organischer Kohlenstoffverbindungen (faulende organische Substanzen) direkt gebunden sind (LAUTERBORN 1915) oder nicht (WINOGRADSKY 1888), ist nach den Untersuchungen von BAVENDAMM (1924) und SKENE (1914) dahin entschieden, daß eine solche direkte Bindung nicht vorliegt, daß vielmehr ein Übermaß an solchen Stoffen eher wachstumshemmend auf sie wirkt. Ihr Vorkommen innerhalb der an faulenden organischen Stoffen reichen Grundzone, das man im Freien allerdings allenthalben konstatieren kann, beruht auf der Tatsache, daß dort der meiste H_2S vorhanden ist.

III. Die Zersetzung der Zellulose.

Da die Trockensubstanz der höheren Pflanzen zu etwa 50% aus Zellulose besteht, gelangen fortwährend beträchtliche Mengen dieses Stoffes in die Faulschlammgewässer, und sein Schicksal verdient deshalb, obwohl er nicht an der H_2S -Bildung beteiligt ist, wenigstens kurze Erwähnung, um so mehr, als es sich bei allen hier besprochenen Prozessen um vielfältig ineinandergreifende Vorgänge handelt, bei denen ein Ausfall an der einen Stelle notwendig Veränderungen an anderer mit sich bringt.

OMELIANSKY (1907) zeigte, daß Zellulose unter anaëroben Bedingungen, wie sie am Grunde von Faulschlammtümpeln vorliegen, durch verschiedene Bakterien in Methan, Kohlensäure, Wasserstoff und andere Stoffe gespalten wird. Diese Gase sind in den Faulschlammgewässern tatsächlich auch vorhanden, was bei der Kohlensäure und dem Sumpfgas Methan keines weiteren Beleges bedarf; Wasserstoff wurde z. B. von SPANDL (1923) in Gasblasen, die sich unter Eis angesammelt hatten, bis zu 2 Vol.-% festgestellt.

Das Methan wird, wenn es nicht in die atmosphärische Luft entweicht, zum Teil von CH_4 -oxydierenden Bakterien (*Bacillus methanicus*) assimiliert (SÖHNGEN 1906, MÜNZ 1915).

Das Schicksal des Wasserstoffes ist nicht bekannt. Vielleicht wird er durch die interessante, besonders durch RUHLAND (1924) genauer bekannt gewordene Gruppe der zumeist im Erdboden lebenden Wasserstoffbakterien oxydiert.

In dem Schema Abb. 57 wurde versucht, den besprochenen Kreislauf der Stoffe in den Faulschlammgewässern darzustellen.

c) Die Wasserstoffionenkonzentration (Tabellen Nr. 7 u. 8).

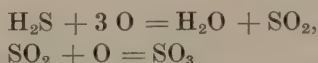
Die Wasserstoffionenkonzentration, ausgedrückt durch den Wasserstoffexponenten p_H , ist in beiden Gewässern das ganze Jahr hindurch sehr gleichmäßig. In Gewässer Nr. 7 liegt der niedrigste Wert bei 6,9, der höchste bei 7,65, in Nr. 11 sind die entsprechenden Zahlen 6,8 und 7,4. Beide Gewässer weisen eine zwar schwache, aber doch deutliche und fast immer vorhandene Zonenschichtung auf. In der Regel besitzt die mittlere Zone, die Ausgleichsschicht, den niedrigsten p_H -Wert. Dies scheint darauf zu beruhen, daß in dieser Zone freie Schwefelsäure gebildet wird. Diese wird durch Karbonate und Bikarbonate sofort neutralisiert, so daß in dieser Schicht ein gewisses Minus an diesen Stoffen zustandekommt, das erst durch Diffusion aus anderen Schichten wieder kompensiert werden muß. Der Ausdruck für dieses Minus an Karbonaten scheint der niedrigere p_H -Wert der Ausgleichsschicht zu sein. Freie Schwefelsäure entsteht einmal infolge des Zusammentreffens des O_2 und des H_2S , die sich nach dem Schema

Ta
Wasserstoffionenkon

Tiefe in m	1 9. 2.	2 10. 2.	3 12. 2.	4 15. 2.	5 17. 2.	6 20. 2.	7 23. 2.	8 1. 3.	9 8. 3.	10 17. 3.	11 23. 3.	12 28. 4.
Oberfläche	7,1	7,1	7,0	7,1	7,1	7,1	7,1	7,1	7,1	7,1	7,2	7,2
0,15	7,0	7,0	7,0	7,0	7,0	6,9	6,9	7,0	7,0	7,0	6,9	6,9
0,30 (Grund)	7,1	7,1	7,0	6,9	6,9	6,9	7,0	7,0	7,0	7,0	6,9	6,9

Ta
Wasserstoffionenkon

Tiefe in m	1 9. 2.	2 10. 2.	3 15. 2.	4 17. 2.	5 20. 2.	6 23. 2.	7 1. 3.	8 8. 3.	9 17. 3.	10 23. 3.	11 28. 4.
Oberfläche	7,1	7,1	7,1	7,2	7,2	7,1	7,1	7,2	7,2	7,2	7,3
0,05	7,0	7,0	6,9	7,0	7,0	7,0	7,0	6,9	6,9	6,9	7,0
0,15 (Grund)	7,0	7,0	7,0	7,1	7,1	7,1	7,1	7,1	7,0	7,0	7,0



umsetzen; ein anderer Teil der Schwefelsäure entsteht biogen durch die oben geschilderte Lebenstätigkeit der Schwefelbakterien.

Im Jahresverlauf macht sich in Gewässer Nr. 7 gegen den Herbst hin ein Ansteigen der p_{H} -Werte bemerkbar, das höchstwahrscheinlich durch die zunehmende Austrocknung des Tümpels und die damit verbundene Erhöhung der Gesamtkonzentration, sowie durch den abnehmenden H_2S -Gehalt (vgl. Tab. 5) hervorgerufen wurde. Bei Nr. 11 war kein Eintrocknen zu konstatieren; die geringfügige Abnahme der p_{H} -Werte ist wahrscheinlich durch die Zunahme des H_2S -Gehaltes bedingt (vgl. Tab. 6). Biologisch wichtig ist die Tatsache, daß sich die p_{H} -Werte dauernd innerhalb der für die Bakterien im allgemeinen günstigsten Grenzen halten.

8. Die Verbreitung der Sapropeziliaten (Tab. 9—19, Abb. 58).

a) Verteilung im Untersuchungsgebiet.

Das in den folgenden Tabellen enthaltene statistische Material stammt aus den Jahren 1922—1926. Während dieser vier Jahre wurden die Gewässer regelmäßig, tunlichst in jedem Monat je zweimal besucht. Die Proben wurden noch am selben Tage, spätestens aber am nächsten, untersucht, um ein möglichst getreues Bild des Faunenbestandes zu erhalten. Die Erfahrung zeigte, daß nach 16 Stunden noch keine wesentlichen Veränderungen im Faunenbestande auftraten. Ganz anders gestaltet sich dies vom 2. Tage an; untersucht man die Proben so spät, dann muß man gewärtig sein, daß sich die Verhältnisse in ganz

7.

tion in Gewässer Nr. 7.

4 5.	15 15. 5.	16 3. 6.	17 15. 6.	18 30. 6.	19 9. 7.	20 20. 7.	21 1. 8.	22 19. 9.	23 26. 9.	24 10. 10.	25 19. 10.	26 2. 11.	27 20. 11.	28 15. 12.	29 20. 1.
1	7,2	7,4	7,6	7,4	7,5	7,5	7,5	7,6	7,6	7,5	7,65	7,6	7,4	7,2	7,1
0	7,1	7,2	7,4	7,3	7,3	7,4	7,4	7,5	7,6	7,6	7,65	7,6	7,3	7,1	7,0
05	7,1	7,3	7,6	7,4	7,4	7,5	7,5	7,6	7,8	7,5	7,65	7,6	7,4	7,2	7,1

8.

tion in Gewässer Nr. 11.

13 5.	14 3. 6.	15 15. 6.	16 30. 6.	17 9. 7.	18 20. 7.	19 1. 8.	20 19. 9.	21 28. 9.	22 10. 10.	23 19. 10.	24 2. 11.	25 29. 11.	26 15. 12.	27 20. 1.
4	7,4	7,4	7,1	7,1	6,9	6,9	6,9	6,8	6,9	6,9	6,9	7,0	7,0	7,0
0	7,0	7,0	7,0	6,9	6,9	6,9	6,9	6,8	7,1	7,0	6,9	6,9	7,0	6,9
1	7,1	7,4	7,1	7,1	7,0	7,0	7,0	7,0	6,95	6,9	6,9	7,0	7,0	7,0

erstaunlicher Weise verschoben haben. Entweder ist eine Probe, die von vornherein — wie dies bei Faulschlammproben die Regel ist — nur sehr mäßig mit Sapropeziliaten bevölkert war, plötzlich von wimmelndem Leben erfüllt, und das kommt sehr häufig vor; oder aber, die Sapropeziliaten sind ganz verschwunden und haben anderen Formen Platz gemacht, was besonders dann eintreten wird, wenn nur wenig Schlamm in der Probe vorhanden ist.

Zum Zwecke der mikroskopischen Untersuchung wurde der Schlamm, in dem die Tiere leben, in Petrischalen gegeben und mit Wasser aus der betreffenden Probe so weit verdünnt, daß ein sicheres Mikroskopieren noch eben möglich war. Ich sah stets darauf, daß immer eine $\frac{1}{2}$ cm hohe Flüssigkeitsschicht in der Petrischale enthalten war, damit die Tiere infolge von Veränderungen des Gasgehaltes nicht vorzeitig zugrunde gingen. Um ein zutreffendes Bild von der faunistischen Zusammensetzung der Probe zu erhalten, wurde die Untersuchung nie vor 20 Minuten abgebrochen, meist bis auf $\frac{1}{2}$ Stunde ausgedehnt. Erst nach Ablauf dieser Zeit kann man behaupten, ein einigermaßen zutreffendes Bild von den Verhältnissen in der Probe zu haben. Die Betrachtung wurde mit einem Apochromat Winkel 24 mm und Kompensationsokular Zeiss 6 vorgenommen, um ein möglichst großes Gesichtsfeld zu haben. Alle beobachteten Einzelheiten, auch solche, die nicht in sofort erkennbarem Zusammenhang mit den Sapropeziliaten standen, wurden in Protokollen verzeichnet.

Die Tabellen enthalten in der ersten Rubrik die Nummern der Fundorte, wie sie auf S. 267 verzeichnet sind. In Spalte 2 sind die Monate angeführt; die einzelnen Jahre wurden nicht auseinander gehalten.

In Spalte 3 sind Beobachtungen über den Zustand des Himmels angeführt, der deshalb beobachtet wurde, weil von vornherein angenommen werden konnte, daß die Sapropeziliaten eventuell je nach den äußeren Umständen Horizontalwanderungen ausführen, eine Annahme, die sich nicht bewahrheitete. Spalte 4 enthält Angaben über die herrschende Temperatur, wobei unter T_l die der Luft, unter T_w die des Wassers zu verstehen ist; die Zahlen stellen die Extreme dar, unter denen die Arten gefunden wurden. In Spalte 5 finden sich Bemerkungen über die Windverhältnisse, die ursprünglich genau nach den Windrichtungen notiert wurden, weil dieser Umstand ja für die speziellen Verhältnisse an jedem einzelnen Gewässer von Bedeutung ist; in den Tabellen wurden die Angaben zusammengezogen. Die Beobachtung der Windverhältnisse ist nicht unwichtig, wie schon oben (S. 273) erwähnt wurde; können doch stärkere und längere Zeit wehende Winde eine Zirkulation des Wassers und damit eine Durchmischung der einzelnen Wasserschichten bewirken. In der letzten Spalte finden sich Hinweise auf die Häufigkeit, in der die Ziliaten auftraten. Hierzu ist zu bemerken: ● bedeutet, in jedem Gesichtsfeld (Winkel Apochrom. 24 mm, Komp. Okul. Zeiss 6) vorhanden; ● (●, ●) bedeutet in 3 (2, 1) von 4 Gesichtsfeldern einmal vorhanden; ○ = vereinzelt; in Petrischale und zwar in $\frac{1}{2}$ cm hoher Schicht untersucht. Die in Spalte 6 stehenden Zeichen stellen die Durchschnittshäufigkeit dar. Um die angewendeten Zeichen richtig zu würdigen, muß man einmal berücksichtigen, daß der Schlamm mit Wasser verdünnt werden mußte. Diese Tatsache, sowie der Umstand, daß die Tiere während der Untersuchung natürlich umherschwammen und eventuell mehrmals gezählt wurden, schließlich auch subjektive Schwierigkeiten der Beobachtung, gestatten nicht, in diesen Zeichen mehr zu sehen als behelfsmäßige, relative Angaben. Doch konnte ich keinen Weg ausfindig machen, der zu einwandfreien, quantitativen Resultaten geführt hätte. Die angewandte Methode schien mir jedenfalls vor Angaben wie „häufig“, „mäßig häufig“, „selten“, aus denen man gar nichts entnehmen kann, den Vorzug zu verdienen.

Die in den Rubriken 2, 3 und 5 enthaltenen Zahlen bedeuten die Anzahl der Fänge.

Was die in Spalte 2 stehenden Zahlen der Fänge anbetrifft, in denen die betreffenden Formen gefunden wurden, so sei noch eine Vorbemerkung gestattet: In Anbetracht der Tatsache, daß diese Zahlen das Gesamtergebnis von 4 Jahren verkörpern, könnte manchem Infusorienkenner das Ergebnis recht mager erscheinen. Demgegenüber möchte ich aber bemerken, daß in den Tabellen eben nur der aktuelle Stand berücksichtigt wurde; läßt man die Proben stehen, so entwickelt sich auch in solchen, die im Anfang keine Sapropeziliaten enthielten, in wenigen Tagen oft eine reichhaltige Fauna aus den im Schlamm enthaltenen

Zysten. Wer seine Proben in dieser Weise untersucht, bekommt ein ganz unzutreffendes Bild von den Verhältnissen in der freien Natur; denn es ist nun einmal so, wie LAUTERBORN einmal bemerkt, die Tiere „wollen gesucht sein“, sie sind nie sehr häufig. Das schließt gelegentliche Massentwicklung nicht aus. Zudem ändert sich das Bild wesentlich, wenn man nicht die einzelnen Spezies, sondern das einzelne Gewässer ins Auge faßt, wie dies weiter unten geschieht. Da findet man nämlich in den typischen Faulschlammtümpeln fast stets den einen oder den anderen Sapropelziliaten.

Um den Ballast an Tabellen nicht zu sehr anwachsen zu lassen, wurden nur einige wichtigere Arten herausgegriffen.

Tabelle Nr. 9.
Verbreitung von *Lagynus elegans*.

1	2												3			4		5		6
Gewässer Nr.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Regen	Bedeckt	Sonne	T_l	T_{10}	Wind	Windstill	Frequenz
1			1	1	1	1			1				1	1	3	1—24	2—18	2	3	
3			1			1			1				1	2		6—15	4—16	2	1	
4	1														1	4	3	1		
5		1				1			1				1	2		(-6)—12	2—16	2	1	
6						1			1				1	1		16	17	2		
7			1			1	1		1	2				3	3	1—25	2—18	2	4	
8				1	2									2	1	-6	3	1	2	
9	1	1		1									1	1	1	4—16	3—15	1	2	
10									1					1		15	15		1	
11							1			1				1	1	12—20	9—18	2		
12		1		1		1		1	1	1				5	1	(-6)—20	3—18	5	1	
13									1					1		15	14	1		
14				1		1			1					1	2	1—21	2—18	2	1	
15				1											1	12	11	1		
16				1				1						1	1	12—20	11—22	1	1	
17				1										1		12	5		1	
18				1											1	12	10		1	
20							1							1		16	15	1		
21						1		1						2		12—14	12—15	2		
22										1					1	10	9		1	
23						1			1	1				1	2	10—18	9—15	2	1	
25						1									1	16	15	1		
26						1								1		15	12	1		
27				2										1		6—16	4—14	1		
28								1		1					2	12—28	9—20	1	1	
29								1	1	1					3	12—25	9—20	1	2	
30						1									1	16	14	1		

Lagynus elegans gehört im Untersuchungsgebiet zu den häufigsten Sapropeziliaten. Das Tier wurde 1862 von ENGELMANN in einem Gewässer „bei Leutzsch“ entdeckt; es war mir unmöglich, den Fundort ENGELMANNs wiederzufinden. In Gewässer Nr. 13, wo er ● auftrat, lag die Fundstelle an einer versumpften Stelle am N-Ende des Gewässers. In Nr. 18, wo er einmal sehr häufig (●) auftrat, lagen tote Tiere (junge Katzen). Nr. 15 (●) war an diesem Tage durch Fäzes verunreinigt.

Tabelle Nr. 10.
Verbreitung von *Caenomorpha uniserialis*.

1	2												3			4		5		6
Gewässer Nr.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Regen	Be- deckt	Sonne	T_l	T_w	Wind	Wind- still	Fr que
1			2	1					1	1			1	1	3	1 $\frac{1}{2}$ —20	2 $\frac{1}{2}$ —18	3	2	●
4					1										1	20	15	1		●
5		1				1							1	1		(-6)—16	2—16	1	1	●
7								2		1			1	1	1	12—23	10—20		3	●
8				2		1								1	2	16—20	12—19	2	1	●
9							1								1	18	19	1		●
10									1					1		15 $\frac{1}{2}$	15		1	●
11						1			1	1				3		12—20	9—18	3		●
12		1		1		1		1	1	2				6	1	(-6)—20	2—18	5	2	●
13		1							1					2		(-6)—15	3—14	1	1	●
14									1	1				2		1—15	2—14	1	1	●
15				1		1								1	1	16—20	15—18	2		●
18				1			1							1	1	12—22	11—20	1	1	●
19								1							1	18	16	1		●
20							2								2	20—21	19—20	2		●
22			1			1		1						1	2	12—20	5—22 $\frac{1}{2}$	2	1	●
23						1		1						1	1	12 $\frac{1}{2}$ —20	12 $\frac{1}{2}$ —20	1	1	●
25										1					1	12	9		1	●
28								1	1					1	1	14—18	12—14	2		●
29			1				1	1	1					1	3	12—25	12—19 $\frac{1}{2}$	3	1	●
30						1	1							1	1	14—16	14—16	2		●

Diese Form ist ebenfalls weit verbreitet. Gewässer Nr. 11 (●) ist der oben geschilderte, sehr H₂S-reiche Faulschlammtümpel. Gewässer Nr. 23, wo das Tier im Juni nur vereinzelt (○) angetroffen wurde, trocknete im August fast völlig aus; in der stehen gebliebenen Pfütze waren viele Wassertiere zusammengedrängt, ein Teil war schon abgestorben (Limnäen, Aulastomum). Unter diesen Umständen wurde *Caenomorpha medusala* ● gefunden.

Tabelle Nr. 11.
Verbreitung von *Metopus sigmoides*.

1	2												3			4		5		6
Gewässer Nr.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Regen	Be-deckt	Sonne	T_l	T_w	Wind	Wind-still	Fre-quenz
1					1					1					2	$1\frac{1}{2}$ —24	$2\frac{1}{2}$ —18		2	○
2	1														1	4	2	1		○
4					1										1	20	15	1		○
6						1			1				1	1		16	14 — $17\frac{1}{2}$	2		○
7	1		1	1		1	1	1		1			2	3	2	4—25	2—20	4	3	○
8				2										1	1	16	$12\frac{1}{2}$ —14	1	1	○
9					1		1								2	18—20	15—19	1	1	○
10				1									1			9	5	1		○
11						1					1			2		12—20	9—18	2		○
12		1						1	1					3		(—6)—16	3—16	2	1	○
13		1							1					2		(—6)—15	3—14	1	1	○
14									1					1		15	14	1		○
19							1								1	$22\frac{1}{2}$	20	1		○
20				1		1									2	16—20	15—20	2		○
21			1											1		7	6	1		○
23									1						1	18	$11\frac{1}{2}$	1		○
25								1							1	20	20		1	○
28						1									1	15	$12\frac{1}{2}$	1		○
29									1	1					2	12—25	9—20		2	○
30						1	1	1	1					1	3	12—26	9—20	2	2	○

Gewässer Nr. 11 (●) ist der oben beschriebene, an H_2S sehr reiche Faulschlammteümpel. Gewässer Nr. 14 (○) erhält Küchenabwässer. Nr. 30 (○) war an der Fundstelle durch Schuttablagerung verunreinigt.

Tabelle Nr. 12.
Verbreitung von *Metopus contortus*.

1	2												3			4		5		6
Gewässer Nr.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Regen	Be-deckt	Sonne	T_l	T_w	Wind	Wind-still	Fre-quenz
1			1						1	1				2	1	6—16	4—15	1	2	○
3											1			1		9	7		1	○
5									1					1		16	15	1		○
6									1					1		16	15	1		○
7										1				1		12	10	1		○
8				1			1							1	1	16—25	12—18	1	1	○
9							1								1	22	18	1		○
11						1				1			1	1		12—20	9—18	2		○
2		1		1				1	1	1				4	1	(—6)—16	3—15	4	1	○

Tabelle 12. (Fortsetzung.)

1	2												3			4		5		6
Gewässer Nr.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Regen	Be- deckt	Sonne	T_i	T_w	Wind	Wind- still	Fr qu
13		1							1					2		(-6) - 15	3 - 14	1	1	(
14									1					1		15	14	1		(
19								1							1	18	10	1		(
23								1	1						2	18-20	11 $\frac{1}{2}$ -20	1	1	(
25										1					1	12	9		1	(
26						1								1		15	12	1		(
28									1						1	18	12	1		(
29								1	1	1					3	12-25	9-20	1	2	(
30								1							1	20	20		1	(

Diese Form kommt nur in dem mehrfach erwähnten Tümpel Nr. 11 sehr häufig (●) vor. Das Maximum fällt hier mit dem von *Metopus sigmoides* in den Monaten Juni und Oktober zusammen.

Tabelle Nr. 13.
Verbreitung von *Plagiopyla nasuta*.

1	2												3			4		5		6
Gewässer Nr.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Regen	Be- deckt	Sonne	T_i	T_w	Wind	Wind- still	Fr qu
1					1			1	1					1	2	15 $\frac{1}{2}$ -20	14-17 $\frac{1}{2}$	3		C
5		1				1		1					1	2		(-6)-16	2-16	2	1	C
6						1		1					2			15-16	16-17 $\frac{1}{2}$	2		C
7							1	1		2			1	1	2	1 $\frac{1}{2}$ -25	2-20	2	2	C
8				1											1	16 $\frac{1}{4}$	12 $\frac{1}{2}$	1		G
11				1							1			1	1	12-16	9-15	2		G
12		1						1	1					2	1	(-6)-16	3-16	2	1	O
13					1									1		20	18	1		O
14									1					1		15	14	1		e
18				1										1		12 $\frac{1}{2}$	11 $\frac{1}{4}$		1	e
21			1			1			1					1	2	7-18	6-16 $\frac{1}{2}$	3		e
23						2			1					2	1	12 $\frac{1}{2}$ -18	11 $\frac{1}{3}$ -15	2	1	
25										1					1	12	9		1	
26			1												1	12	5	1		
29									1						1	25	19 $\frac{1}{2}$		1	
30									1	1				1	1	14-18	12-14 $\frac{1}{2}$	2		

Das Gewässer Nr. 29 (●) war im August 1923 stark eingetrocknet.

Tabelle Nr. 14.
Verbreitung von *Epalxis Penardi*.

1	2											3			4		5		6	
Gewässer Nr.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Regen	Be- deckt	Sonne	T_l	T_w	W nd	Wind- still	Fre- quenz
1					2	1			1	1			1	1	3	$1\frac{1}{2}$ —24	$2\frac{1}{2}$ —18	3	2	☉
2					1										1	24	18		1	☉
3						1			1		1			2	1	9—15	$7-12\frac{1}{2}$	1	2	☉
5						1			1				1	1		$15\frac{1}{2}$ —16	$14\frac{1}{2}$ —16	2		☉
6						1			1				1	1		$15\frac{1}{2}$ —16	$14\frac{1}{2}$ —17	2		☉
7			1											1		6	4		1	☉
8				2							1				3	$1\frac{1}{2}$ —17	2—14	1	2	☉
9				1			1	1		1				3	1	12—21	10—18	2	2	☉
12		1		1		1		1	2	1				6	1	(—6)—20	2—18	4	2	☉
13									1						1	15	14	1		☉
14									1					1		15	14	1		☉
18							1								1	$22\frac{1}{2}$	$21\frac{1}{2}$	1		☉
19								1							1	18	16	1		☉
20						1									1	20	20	1		☉
21								1							1	25	20		1	☉
23					2				1					2	1	$12\frac{1}{2}$ —18	$11\frac{1}{2}$ —15	3		☉
24										1					1	12	9		1	☉
29								1		1					2	12—20	9—20		2	☉
30						1				1				1	1	12—16	9—14	1	1	☉

Gewässer Nr. 20, wo das Tier ziemlich häufig im Juni 1923 angetroffen wurde, war weit eingetrocknet und durch Tierleichen (Limnäen) verunreinigt.

Tabelle N. 15.
Verbreitung von *Saprodinium dentatum*.

1	2											3			4		5		6	
Gewässer Nr.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Regen	Be- deckt	Sonne	T_l	T_w	Wind	Wind- still	Fre- quenz
1									1					1		15	14	1		☉
9							2		1					1	2	15 $\frac{1}{2}$ —22	15—19	1	2	○
11										2				1	1	12	9	1	1	☉
29										1				1		12	9	1		☉

Tabelle Nr. 16.
Verbreitung von *Discomorpha Lauterborni*.

Gewässer Nr.	2												3			4		5		Wind	Wind- still	Fre- quenz
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Regen	Be- deckt	Sonne	T_l	T_w					
7								1	1				1	1		16—19	16—20	1	1	☉		
11										1	1		1	1		10—12	8—9	2		☉		
23								1							1	20	20		1	☉		

Saprodinium und *Discomorpha* sind ziemlich selten; bei beiden fällt ihr Auftreten gegen den Herbst hin auf (absterbende Pflanzen). *Discomorpha* kann aus Schlamm von Gewässer Nr. 11 und 7 jederzeit erhalten werden, wenn man diesen in enghalsiger Flasche 4—5 Tage stehen läßt.

Tabelle Nr. 17.
Verbreitung von *Dactylochlamys hystrix*.

Verbreitung von Dasyatis																				
1		2											3			4		5		6
Ge- wässer Nr.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Regen	Be- deckt	Sonne	T_l	T_w	Wind	Wind- still	Fre- quenz
7			1											1		6	4		1	○
16								1							1	20	22½	1		●

Dieses merkwürdige Tier war nur einmal in dem durch Küchenabwässer und Schwimmvögelexkremeute verunreinigten Dorfteiche in Knauthain in größerer Menge vorhanden.

Tabelle Nr. 18.
Verbreitung von *Chaenia binucleata*.

Ge- wässer Nr.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Regen	Be- deckt	Sonne	T_l	T_w	Wind	Wind- still	Fre- quenz
9						1									1	19	19		1	●

Nach 3—4tägigem Stehenlassen der Proben findet sich diese Form nicht so selten, wie es nach dieser Tabelle den Anschein haben könnte.

Der Umfang der einzelnen Tabellen ist an sich schon ein gewisses Maß für die Häufigkeit der einzelnen Sapropeziliaten im Untersuchungsgebiet. *Lagynus elegans* wurde an 27 Stellen gefunden, es folgen *Caenomorpha uniserialis* (21), *Metopus sigmoides* (20), *Epalxis Penardi* (19), *Metopus contortus* (18), *Plagiopyla* (16), *Saprodinium dentatum* (4), *Discomorpha* (3), *Dactylochlamys* (2), *Chaenia* (1).

Bessere Vergleichszahlen findet man aber, wenn man außerdem die Zahl der Fänge, in denen die betreffende Form enthalten war, und die Frequenz mit berücksichtigt. Zu diesem Zwecke wurden die Häufigkeitszeichen ○ = 1, ● = 2 usw. bis ● = 5 gesetzt.

Multipliziert man diese Werte ($f_1, f_2 \dots$) mit der Zahl der Fänge, für die sie Geltung haben ($b_1, b_2 \dots$) und die Summe aller so erhaltenen Produkte mit der Anzahl der Fundorte (a), so bekommt man Vergleichszahlen, in denen alle in Betracht kommenden Größen enthalten sind, $a(b_1f_1 + b_2f_2 \dots + b_nf_n)$. Für die Tabelle *Saprodinium dentatum* (Nr. 15) sind diese Werte: $4(3 \cdot 1 + 1 \cdot 2 + 2 \cdot 2 + 1 \cdot 2) = 44$. In den so erhaltenen Zahlen

<i>Lagynus elegans</i>	= 2889
<i>Caenomorpha uniserialis</i>	= 2289
<i>Metopus sigmoides</i>	= 1620
<i>Epalxis Penardi</i>	= 1406
<i>Metopus contortus</i>	= 1062
<i>Plagiopyla nasuta</i>	= 694
<i>Saprodinium dentatum</i>	= 44
<i>Discomorpha Lauterborni</i>	= 30
<i>Dactyloclamys hystrix</i>	= 8
<i>Chaenia binucleata</i>	= 2

kommt der wahre Häufigkeitsgrad infolgedessen viel eindringlicher zur Geltung.

Eine Beeinflussung der Verbreitung der Sapropelziliaten durch äußere Faktoren ist aus den Tabellen so gut wie gar nicht zu erkennen. Im allgemeinen fällt zwar ein Seltenerwerden gegen den Winter hin auf, diese Tatsache hat aber ihre Ursache nicht in den niederen Wintertemperaturen an sich, sondern in Ernährungsschwierigkeiten während dieser Jahreszeit, wie weiter unten noch gezeigt wird (S. 311). Daß niedere Temperaturen das Gedeihen der Tiere nicht unmöglich machen, ist aus den Tabellen an vielen Stellen zu erkennen, wo die Temperatur des Wassers mit 20° den niedrigsten während der vier Winter beobachteten Stand erreicht (bei Außentemperaturen bis zu -6°). Überhaupt verhalten sich die Sapropelziliaten dem Temperaturfaktor gegenüber sehr indifferent; unter den in Spalte 4 unter T_w stehenden Zahlen finden sich von 20° bis zu 200° so gut wie alle für diese Gewässer in Betracht kommenden Temperaturen.

b) Verteilung in den einzelnen Gewässern.

In die folgenden Tabellen wurden nur acht Sapropelziliaten aufgenommen¹. Die Häufigkeitszeichen wurden auf S. 296 erklärt; sie stellen das Gesamtergebnis von 4 Jahren dar. Ob die in den Tabellen zu bemerkenden Lücken dazu berechtigen, von einem vollständigen Fehlen der betreffenden Ziliaten zu sprechen, muß dahingestellt bleiben. Es besteht stets die Möglichkeit, daß zerstreut vorhandene Individuen übersehen wurden oder auch unkontrollierbare Zufälligkeiten bei der Probeentnahme das Ergebnis in dieser Richtung fälschten. Dies gilt besonders für die faulschlammreichen Gewässer; bei den anderen ist ein völliges Verschwinden der Sapropelziliaten während gewisser Teile des Jahres schon wahrscheinlicher.

Die Tabellen erlauben eine Klassifikation der Gewässer hinsichtlich

¹ Von jeder Gattung die häufigste Art; nur von *Metopus* zwei Arten. Aus Raumgründen wurden ferner von den 30 Fundstellen nur die 8 charakteristischsten in den Tabellen angeführt. Eine Beurteilung des Faunenbestandes der übrigen Gewässer ermöglichen die auf Seite 307 angegebenen Punktzahlen.

Nr. 19.

iliaten in einigen Gewässern.

iliaten ist aus der Zusammenstellung der Punktzahlen auf S. 307 zu erkennen.)

Nr. 8 Lauer, Tümpel bei Station.

Nr. 9. Lauer, Neuteich.

J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
			◐			◐											○						
			◐																				
			◐													◐		◐					
			○						○						◐			◐	○		◐		
			○																				
			◐			◐												○					
			◐															○					
			◐																				
		○	○									◐	◐		◐								
		○	○															○		○			
																		○					

Nr. 29. Quasnitz, Weiher.

Nr. 30. Quasnitz, Weiher.

J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
							○	◐	◐										◐				
							◐		◐								◐	◐	◐	◐			
							◐		◐								○				◐		
		◐				◐	○	◐									◐	○					
						◐													○	○			
							○	◐	◐								○						
									◐														

des *Faunenbestandes* (gemeint sind hierbei immer nur die Sapropelziliaten). Wir finden *ziliatenreiche* (wie Nr. 1, 7, 11 und andere) und *-arme* (Nr. 3, 5 und andere), dazwischen eine Mittelklasse. Beachtet man den *Artenbestand*, so tauchen wieder große Unterschiede auf. In dem einen Tümpel ist z. B. *Metopus sigmoides* ein häufiger Vertreter (z. B. Nr. 7), in einem anderen, ohne daß sinnfällige Verschiedenheiten im Gewässerhabitus bestünden, ein seltener Gast (wie z. B. in Nr. 1).

Ferner erscheint beachtlich, daß auch *nicht* in einem einzigen der 30 untersuchten Fundorte *sämtliche 8 Formen zugleich vorkommen*. So tritt in Nr. 1 *Discomorpha*, in Nr. 7 *Saprodinium*, in Nr. 11 *Epalxis* nicht auf. Wenn nun in sapropelarmen Gewässern die eine oder die andere Art fehlt, so liegt hierin nichts Verwunderliches. Anders ist das aber bei den erwähnten, sapropelreichen Gewässern, ganz besonders bei äußerlich gleichartigen und räumlich nahe beieinander liegenden wie Nr. 11 und 12, die nur wenige hundert Meter voneinander entfernt sind. Es ist schwer, Zufälligkeiten beim Fang und bei der Untersuchung zur Erklärung dieser Erscheinung allein heranzuziehen, besonders, wenn man berücksichtigt, daß sie sich über einen Zeitraum von 4 Jahren erstreckt, und daß in der letzten Zeit, nachdem ich auf diese Tatsache aufmerksam geworden war, nach diesen Tieren eigens gefahndet wurde. Es liegt näher, spezifische, noch unbekannte Eigenschaften des Milieus anzunehmen, welche die eine oder die andere Art ausschließen. Diese Annahme wird dadurch gestützt, daß es mir bisweilen geglückt ist, die betreffenden Formen in Standkulturen von Schlamm aus solchen Gewässern und vorher abgekochtem Leitungswasser nach 4—6 Tagen zum Erscheinen zu bringen, wie z. B. *Saprodinium dentatum* aus Schlamm von Gewässer Nr. 12.

Um ein gewisses *Maß für den Faunenreichtum* (Sapropelziliaten) und damit eventuell für den *Grad der Faulschlamm Bildung* zu erhalten, wurde versucht, die in den Tabellen 15 dargestellten Verhältnisse zahlenmäßig zu erfassen. Mangels quantitativer Zählmethoden, von denen sich keine als brauchbar erwies (weil beim Fixieren im Medium die Tiere stets in sehr störender Weise mit dem zusammengeballten Detritus verkleben oder auch zu undefinierbaren Plasmaklumpchen zusammenschrumpfen), war ich bei der Feststellung der Individuendichte zum Abschätzen gezwungen. Es wurde auf S. 296 bereits erwähnt, in welcher Weise dies geschah. Die durch Schätzung gewonnenen, durch die Zeichen ●, ●, ○, ○, ○ ausgedrückten Werte wurden gleich 5, 4, 3, 2, 1 gesetzt, addiert und mit der Summe der in dem Gewässer beobachteten Ziliatenarten multipliziert. Z. B. Gewässer Nr. 30: $(2 + 3 + 3 + 3 + 3 + 1 + 3 + 3 + 1 + 1 + 1 + 1) \cdot 6 = 25 \cdot 6 = 150$. Man erhält auf diese Weise *Punktzahlen*, in denen alle in Betracht kommenden Faktoren enthalten sind. Diese Zahlen sind für Gewässer

Nr. 11 = 371	Nr. 13 = 85	Nr. 15 = 18
„ 12 = 354	„ 5 = 75	„ 10 = 15
„ 7 = 301	„ 6 = 70	„ 22 = 14
„ 1 = 301	„ 20 = 56	„ 4 = 12
„ 29 = 238	„ 21 = 52	„ 2 = 6
„ 23 = 154	„ 18 = 48	„ 16 = 4
„ 30 = 150	„ 25 = 40	„ 26 = 3
„ 9 = 138	„ 3 = 30	„ 17 = 2
„ 8 = 132	„ 19 = 24	„ 24 = 2
„ 14 = 90	„ 28 = 24	„ 27 = 1

Unter diesen Zahlen lassen sich mit einiger Deutlichkeit drei Gruppen unterscheiden. Die erste umfaßt die Zahlen 371—301, die folgende Zahl 238 vermittelt zwischen dieser und der folgenden Gruppe von 154—132; dann folgt abermals ein bedeutender Sprung bis auf 90, dem ersten Glied der dritten Gruppe.

Vergleicht man diese Zahlen mit dem allgemeinen Habitus der Gewässer, so ergibt sich ein auffälliger *Parallelismus mit dem jeweiligen Grade von Faulschlamm-bildung*. Die höchsten Punktzahlen, entsprechend dem reichsten Sapropelziliatenbestand, finden wir in den Gewässern mit intensivster Faulschlamm-bildung; die Reihe stuft sich ab über Gewässer mit mäßiger zu solchen mit kaum merklicher oder nur gelegentlicher. Gruppe I (Nr. 11, 12, 7, 1) umfaßt die pflanzenreichsten, am stärksten und im ganzen versumpften Fundorte, mit Ausnahme von Nr. 1 kleine Gewässer; Gruppe II (Nr. 23, 30, 9, 8) enthält weniger versumpfte, größere und im Verhältnis zur Wassermenge weniger verkrautete Gewässer; in der letzten Gruppe finden sich periodische Gewässer, pflanzenarme, aber gelegentlich verunreinigte, sowie schwach fließende und reine, nur stellenweise versumpfte. Wir sehen also, daß sich der Grad der Faulschlamm-bildung in dem Bestand an Sapropelziliaten direkt widerspiegelt. Diese Abhängigkeit erstreckt sich nicht nur auf größere Gruppen von Gewässern, sie ist vielmehr auch innerhalb der Gruppe zwischen den einzelnen Gewässern deutlich ausgeprägt. Wir können das an den oben geschilderten Gewässern Nr. 7 und 11 sehr gut verfolgen: Wenn man den Grad der Faulschlamm-bildung durch den Quotienten $\frac{H_2S}{O_2}$ ausdrückt, so erhält man bei Nr. 11 aus dem Jahres-

durchschnitt von $O_2 = 2,68$ und $H_2S = 3,25$ den Quotienten $\frac{3,25}{2,68} = 1,2$, bei Gewässer Nr. 7 $\frac{3,64}{6,57} = 0,55$; die in vorstehender Liste aufgeführten

Punktzahlen sind aber für Nr. 11 371, für Nr. 7 301. Es zeigt sich also deutlich, daß dem höheren Grad von Faulschlamm-bildung in Nr. 11 auch eine größere Entfaltung der Sapropelziliaten entspricht. Die in den angeführten Quotienten ausgedrückte Faulschlamm-bildung verhält sich in beiden Tümpeln wie 1 : 0,46, die entsprechenden Punkt-

zahlen der Ziliatenverbreitung verhalten sich wie 1 : 0,8. Weit entfernt davon, zu glauben, die im Freien obwaltenden Verhältnisse ließen sich in dieser primitiven Weise mathematisch genau darstellen, so möchte ich doch auf die, an den Umständen gemessen, gute Übereinstimmung der beiden Verhältniszahlen hinweisen.

Zur Erklärung dieser Erscheinung müssen wir annehmen, daß ein jedes Milieu eine den jeweiligen Bedingungen genau entsprechende, maximale Menge von Sapropeziliaten hervorbringt. Zu ähnlichen Schlüssen ist auch MÖBIUS (1877) auf ganz anderem Wege gelangt. „Jedes biocönotische Gebiet hat in jeder Generationsperiode das höchste Maß von Leben, das es zu bilden und zu erhalten imstande ist.“

Auf jeden Fall sind wir berechtigt, die allgemeine Regel aufzustellen: Je mehr Sapropeziliaten (nach Gattung, Art und Individuenzahl), desto intensivere Faulschlamm- und umgekehrt; wo keine Faulschlamm- bildung stattfindet, fehlen auch die Sapropeziliaten; wo Sapropeziliaten auftreten, findet Faulschlamm- bildung statt.

Wenn bisher die Sapropeziliaten hinsichtlich ihrer Ansprüche an das Milieu unter sich gleich gesetzt wurden, so liegt hierin noch eine Ungenauigkeit. Es war von vornherein anzunehmen, daß die Vertreter dieser Gruppe, die Tiere von verschiedener systematischer Stellung enthält, nicht alle die gleichen Ansprüche an das Milieu stellen. Das ist in der Tat der Fall; die Ansprüche, welche die einzelnen Sapropeziliaten an den Grad von Faulschlamm- bildung in den von ihnen bewohnten Lebens- räumen stellen, sind nicht gleich. Es ist nun sehr bezeichnend, daß sich diese Unterschiede ganz einseitig nur nach einer Richtung hin geltend machen, nämlich nach der Seite des Minimums von Faul- schlamm- bildung hin, bei dem die Tiere zu leben vermögen. Hinsicht- lich des Maximums, wenigstens soweit es sich in den im Untersuchungs- gebiet auftretenden Grenzen hält, bestehen diese Unterschiede nicht; d. h. also, die in den Tabellen angeführten Sapropeziliaten können alle in stark H_2S -haltigen Gewässern existieren, die schwach H_2S -haltigen dagegen schließen eine Anzahl von ihnen aus. Die Exklusivität der einzelnen Formen ist verschieden. Wir wollen diejenigen Formen, die nur in stark H_2S -haltigen Wässern vorkommen, *stenosapropelisch*, die aber, die auch in schwach H_2S -haltigen Gewässern fortkommen, *eury- sapropelisch* nennen.

Hierfür einige Belege. *Lagynus elegans* fand sich in den äußerst stark sapropelhaltigen Gewässern Nr. 1, 7, 11, 12, wie auch in den schwach sapropelhaltigen Nr. 16 und 17, wo er (außer *Dactylochlamys*) den einzigen Faulschlamm-vertreter darstellt, und in den ebenfalls schwach ver- sumpften Nr. 3, 14 und anderen. Diese Form ist typisch eury- sapropelisch. *Discomorpha* kam nur in den stark H_2S -haltigen Gewässern Nr. 7, 11, 23 vor, in allen übrigen fehlte sie während der Zeit von 4 Jahren voll-

kommen; wir können sie als stenosapropelisch ansprechen. In den Gewässern mit den zehn niedrigsten Punktzahlen (s. S. 307), die, wie wir sahen, die am wenigsten verunreinigten Gewässer sind, fanden sich *Lagynus elegans* 9mal (Punktzahl 12), *Caenomorpha uniserialis* 7mal (Punktzahl 14), *Metopus sigmoides* 3mal (4), *Epalxis* 2mal (4), *Plagiopyla* 2mal (2), *Metopus contortus* 1mal (1). Diese Tiere stellen also in absteigender Reihe euryapropelische Formen dar. Wie aus dem Vergleiche mit den Verbreitungslisten auf Seite 297ff erhellt, besteht eine gewisse Übereinstimmung zwischen diesen Ergebnissen und der weiter oder weniger weit reichenden Verbreitung dieser Tiere; *Lagynus elegans* hat als euryapropelisches Tier die umfangreichste Verbreitungsliste. Aus dem Umfang der Verbreitungslisten allein einen Schluß auf Milieuansprüche der betreffenden Formen zu ziehen, wäre indes verfehlt, da unter diesen Umständen der Seltenheitsfaktor unberücksichtigt bliebe. So ist z. B. *Dactylochlamys* trotz seiner geringen Verbreitung (Liste auf S. 302) durchaus keine stenosapropelische Form, da sie gerade in dem schwach sapropelhaltigen Gewässer Nr. 16 ihre größte Frequenz aufweist. Diese Hinweise zeigen auch, welche Schwierigkeiten sich der Beurteilung des Gewässercharakters auf Grund vereinzelter Beobachtungen entgegenstellen. Es ergibt sich vielmehr die Notwendigkeit, die Untersuchung zum mindesten auf eine größere Organismengruppe, am besten aber auf die gesamte Lebensgemeinschaft auszudehnen, wie dies auch KOLKWITZ und MARSSON (1902) betonen, wenn man halbwegs sichere Hinweise auf die Beschaffenheit (Verunreinigung) eines Gewässers gewinnen will.

Ordnet man die Sapropelziliaten nach dem Grade ihrer Exklusivität, so ergibt sich etwa folgende Reihe: *Saprodinium*, *Discomorpha*, *Metopus contortus*, *Plagiopyla*, *Epalxis*, *Metopus sigmoides*, *Caenomorpha uniserialis*, *Lagynus elegans*.

9. Die Frequenz der Sapropelziliaten im Jahreszyklus (Abb. 58).

Es wurde bereits angedeutet, daß die Sapropelziliaten nicht immer in gleicher Häufigkeit angetroffen werden, ihr Auftreten ist vielmehr im Laufe des Jahres gesetzmäßigen Schwankungen unterworfen. In folgender Übersicht (S. 310) wurden die Punktzahlen der einzelnen Monate aus den Listen 9—18 zusammengestellt.

Diese Zahlen decken die bemerkenswerte Tatsache auf, daß sowohl die einzelnen Formen, wie auch die Gruppe in ihrer Gesamtheit, im Laufe des Jahres drei Maxima besitzen, das erste im April, das zweite im Juni, ein drittes im September. Nur die selteneren Formen *Saprodinium*, *Discomorpha*, *Dactylochlamys* und *Chaenia* bilden eine Ausnahme von der Regel, ein Scheinergebnis, das sich sicherlich aus der zu geringen Anzahl von Daten erklärt, die für diese Tiere zur Verfügung stehen. In der

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Lagynus elegans</i> . .	3	5	7	24	2	16	9	10	19	12	0	0
<i>Caenomorpha unis</i> . .	0	6	8	12	2	20	9	15	18	17	0	0
<i>Metopus sigmoides</i> .	3	4	3	10	4	15	9	10	13	10	0	0
„ <i>contortus</i>	0	4	2	4	0	6	3	10	16	15	1	0
<i>Plagiopyla nasuta</i> .	0	2	3	5	3	6	1	6	11	6	0	0
<i>Epalxis</i>	0	2	2	6	6	16	4	9	15	13	1	0
<i>Saprodinium dent.</i> .	0	0	0	0	0	0	2	0	3	6	0	0
<i>Discomorpha</i> . . .	0	0	0	0	0	0	0	3	1	3	3	0
<i>Dactyloclamys</i> . .	0	0	1	0	0	0	0	3	0	0	0	0
<i>Chaenia binuel.</i> . .	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
	6	23	26	61	17	81	37	66	96	82	5	0

Kurve Abb. 58 wurden die Verhältnisse graphisch dargestellt. Es zeigt sich, daß das Septembermaximum das absolute Maximum ist, die April- und Junimaxima niedrigere Teilmaxima sind. Die Höhe der Maxima nimmt von April bis zum September zu; das gleiche Verhalten zeigen die dazwischen liegenden Teilminima. Ähnliche Kurven zeichnet DIEFFEN-

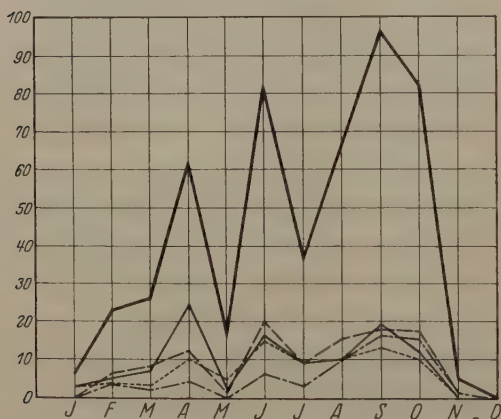


Abb. 58. Frequenz der Saproelziliaten im Jahreszyklus:

— = insgesamt, — — — = *Lagynus elegans*,
 - - - = *Caenomorpha uniseriatis*, . . . = *Metopus sigmoides*, . . . = *M. contortus*.

BACH (1912, Taf. 8, Abb. 14) von *Asplanchna priodonta*; auch hier sind drei Maxima vorhanden, und zwar im Mai, Juni und September. Es liegen hier also Gesetzmäßigkeiten vor, deren Ursachen im folgenden nachgegangen werden soll.

Die Bewegung der Oberfläche durch Wind und Wellen, die Bestrahlung durch die Sonne, Beschattung durch Bäume und Büsche, alle diese Faktoren wurden beständig im Auge behalten und notiert, doch nie ließ sich

eine Abhängigkeit der Saproelziliaten von diesen Faktoren in der Art, wie sie sich in obigen Kurven ausdrückt, nachweisen.

Was die Gewässertemperatur anbelangt, so zeigte es sich, daß die kleineren (Tages-) Schwankungen ohne Einfluß waren. Größere Schwankungen, wie sie sich in tage- bis wochenlang währenden relativen Kälte- oder Hitzeperioden äußern, waren ebenfalls von keinem erkennbaren

Einfluß auf die untersuchten Ziliaten begleitet. Dagegen kann man vielleicht die vom Februar bis zum September anhaltende Tendenz einer allgemeinen Erhöhung der Werte der Teilmaxima und -minima als die in großen Zügen sich geltend machende Auswirkung der zunehmenden Temperatur ansprechen. Der auffällige Abfall gegen den Winter hin kann in entsprechender Weise auf die hemmende Wirkung niedriger Temperaturen zurückgeführt werden.

Die Einflüsse der Temperatur können jedoch nur einen Teil der Erscheinungen erklären; für die übrigen, insbesondere also für die Entstehung *dreier* Entfaltungshöhepunkte, ist man gezwungen, sich nach einer anderen Erklärung umzusehen. Ich bin zu der Überzeugung gelangt, daß die Frequenzverhältnisse im Jahreszyklus der Sapropelziliaten in der Hauptsache auf *biogenen Ursachen* beruhen und daß metereologische Einflüsse nur indirekt und nur an gewissen Stellen des Ereignisablaufes eingreifen:

Alle Sapropelziliaten sind stenophage Bakterienfresser. Den weitaus größten Teil der Nahrung bilden Schwefelbakterien. Deren Entwicklung ist aber streng an das Vorhandensein von freiem Schwefelwasserstoff gebunden. Dieser wiederum entsteht biogen auf dem Wege der Spaltung des Eiweißmoleküls durch Fäulnisbakterien und durch Reduktion von Sulfaten durch sulfatreduzierende Bakterien. Die Hauptmasse der organischen Substanz stammt von den Pflanzen. Diese oben bereits behandelten Tatsachen seien den folgenden Ausführungen vorangestellt.

Die Entwicklung der Fäulnisbakterien und damit letzten Endes auch die Bildung von H_2S ist im allgemeinen von der Menge der in das Wasser gelangenden zersetzungsfähigen Pflanzenreste und von der Temperatur abhängig. Die große Masse der Saprophyten ist nach LIESKE (1926) „mesophil“, bevorzugt also Temperaturen zwischen 10^0 und 40^0 , nur gewisse Formen sind psychrophil, so daß während des Winters eine Verminderung der H_2S -Produktion infolge des Ausfalles an H_2S -Produzenten eintreten muß. Die Schwefelbakterien, die H_2S -Konsumenten, sind eurytherm, nach DÜGGELI (1919) wachsen die farblosen zwischen 0^0 und 37^0 bzw. 45^0 , die roten sind nach BAVENDAMM (1924), dessen Meinung ich mich anschließen muß, im strengsten Winter unter Eis ebensogut zu finden wie im Sommer.

Die bedeutendste Zufuhr pflanzlichen Materials erfolgt nun während des Herbstes von Ende August ab, mit einem Höhepunkt im September und raschem Abfall gegen Ende Oktober. Die eiweißzerlegenden und H_2S -erzeugenden Bakterien können sich breit entfalten, der gebildete H_2S bietet den farblosen und roten Schwefelbakterien günstigste Daseinsbedingungen, und die von Schwefelbakterien lebenden Sapropelziliaten folgen als viertes Glied in der Kette mit einem Maximum. Gegen

den Winter hin drückt die sinkende Temperatur die Entfaltung der Fäulnisbakterien, also der H_2S -Produzenten, und damit letzten Endes die der Ziliaten herab, obwohl die Ursubstanz noch keineswegs aufgebraucht ist. Totes, halbzersetztes Laub usw. bedeckt den Boden der Gewässer noch sehr reichlich. Sobald die Temperaturen steigen (in unserer Gegend Ende Februar, Anfang März), wird das noch vorhandene Material weiter aufgearbeitet, und ein neuer Anstieg der Sapropelziliaten, der bis zum April andauert, ist die Folge. Nunmehr ist die große Masse des Herbstmaterials aufgebraucht, und obwohl gegen den Mai hin der größte Anstieg der Jahrestemperaturkurve erfolgt, sehen wir die Kurve der Ziliatenentwicklung empfindlich absinken, ein Verhalten, das sich nur aus dem Mangel an Ernährung erklären läßt. Vom Mai ab entwickelt sich nun rasch die Gewässerflora, besonders *Lemna*, submerse Makrophyten und Algen. Die dichte *Lemna*-Decke richtet durch Lichtabschluß bald viele entstandene submerse Pflanzen zugrunde, und auch von den *Lemna*-Pflänzchen sind dauernd viele im Absterben begriffen. Diesem neuen Nahrungsmaximum folgt im Laufe des Juni ein Maximum der Ziliatenentwicklung.

Während sich bis hierher die Gestaltung der Frequenzkurve ungezwungen aus den in der nächsten Umwelt und in den Gewässern selbst herrschenden Bedingungen erklären ließ, scheint nunmehr, gegenüber dem auffälligen Absinken im Juli, ausgerechnet während des Höhepunktes der Pflanzenentwicklung, diese Erklärungsweise zu versagen. Es ist jetzt meiner Meinung nach der Zeitpunkt gekommen, wo äußere, meteorologische Einflüsse tiefer als bisher in das Geschehen im Wasser eingreifen. Der Juli ist in der hiesigen Gegend meist eine Zeit größerer Trocken- und Hitzeperioden. Die Faulschlammtümpel schwinden stark, und selbst inmitten der feuchten Auenwälder trocknet während dieser Zeit ein großer Teil der Tümpel vollkommen aus. Andererseits ist jetzt die Zeit heftiger Gewittergüsse, die große Mengen fremden, mineralischen Materials in die Gewässer führen. Beides muß sich schädlich für die Organismen auswirken. Prüft man nämlich die Reihe der Tümpel, die im Juli keine Sapropelziliaten besaßen, so findet man, daß es sich um kleinere Gewässer handelt, die um diese Zeit stark schwinden. Andererseits sind die Gewässer, die im Juli Sapropelziliaten führen, größer oder tiefer. Schließlich kann ich aus mehrfacher Erfahrung berichten, daß starke Einschwemmung mineralischer, feiner Sinkstoffteilchen, etwa von Wegen her, das Ziliatenleben eines Tümpels von einem zum anderen Tage vollkommen auslöschen kann.

Diese Einflüsse, das Eindunsten der Gewässer einerseits, die Einschwemmung fremder Mineralstoffe bei starken Gewittergüssen andererseits, möchte ich für das Absinken der Frequenzkurve im Juli verantwortlich machen.

Gegen den Herbst hin bessern sich langsam die Verhältnisse; es folgt wieder ein Anstieg in der Ziliatenentwicklung. Kurz nachher setzt das Herbststerben der Pflanzenwelt ein, und der Zyklus beginnt von neuem.

Die Lebensvorgänge im Faulschlamm werden somit beherrscht von Faktoren, die in ihm selbst oder in seiner nächsten Umgebung wurzeln; metereologische Einflüsse machen sich in der Regel nur regulatorisch, seltener katastrophal geltend. Der Faulschlamm ist ein echter Biotop.

Was die Zurückführung der Frequenzverhältnisse der Sapropeziliaten auf die Nahrung dieser Tiere anbetrifft, so befinden sich die Ergebnisse in Übereinstimmung mit den Arbeiten von DIEFFENBACH und SACHSE (1912) und WAGLER (1923), die im gleichen Untersuchungsgebiete tätig waren (Rotatorien, Daphnien).

10. Die zonale Verteilung der Sapropeziliaten.

Solange ich noch mit dem Planktonnetz fischte oder die Proben mit der Flasche direkt schöpfte, erhielt ich stets ein buntes Gemisch von Ziliaten, in dem sich die typischen Faulschlammvertreter neben Formen tummelten, die mir aus der Erfahrung als Reinwassertiere bekannt waren. (Außer den 30 in dieser Arbeit angeführten Faulschlammtümpeln habe ich noch 35 andere Gewässer untersucht, die in dieser Arbeit nur deshalb nicht erwähnt wurden, weil in ihnen Sapropeziliaten niemals angetroffen wurden.) Trotzdem natürlich die Möglichkeit bestand, daß die beiden Kategorien von Ziliaten in sehr breiten, sich übergreifenden Intervallen von Daseinsbedingungen zu leben vermögen, wurde dieser Erscheinung aus gewissen Gründen von vornherein mißtraut, ohne daß es anfänglich gelingen wollte, andere Ergebnisse zu erhalten. Dies änderte sich sofort, als die Fangmethoden abgeändert wurden. Das Instrument, mittels dessen es gelang, das Ziliatengemisch zu trennen, ist geradezu unmodern einfach: Ein 40—50 cm langes, an einem Ende 10 cm knieförmig umgebogenes Glasrohr, mit dem man auf Zentimeter genau die einzelnen Zonen abhebern kann. Alle anderen Fanggeräte, so z. B. die MEYERSche Stöpselschöpfflasche und der becherförmige Schlammschöpfer, litten an dem Umstande, daß stets zu viel zonenfremdes Wasser mit aufgenommen wird. Bei Tümpeln, die insgesamt nur 12 cm tief sind (Nr. 11) oder noch flacher, muß dieser Umstand zu groben Fälschungen der Ergebnisse führen.

Nachdem nun die Methode verbessert worden war, zeigte es sich, daß die *ziliaten Bewohner der Faulschlammtümpel*, d. h. also die eigentlichen Sapropeziliaten und die sehr große Menge der nicht sapropelischen Formen, *je nach ihren Ansprüchen scharf geschichtet* sind, und daß die Grenzen streng, man ist versucht zu sagen ängstlich, eingehalten werden. Die Verteilung richtet sich nach dem O_2 und dem H_2S . Oben wurde gezeigt, daß dieser sich in einer $\pm$ mächtigen Tiefenzone, jener aber in der

oberen Schicht findet, ferner, daß sich die H_2S -Zone und die O_2 -Zone in einem kleinen Bereiche überschneiden. Die sapropelischen Formen gehen nur so weit, wie der H_2S reicht, gelangen also auch in schwach O_2 -führende Schichten. Die oxybionten Formen weichen dem Schwefelwasserstoff aus, so daß die unterste Schicht der O_2 -Zone wegen des anwesenden H_2S frei von ihnen ist.

a) Oberflächenformen. Diese Formen, die bisher noch nicht erwähnt wurden, und die stets, auch während des Winters und bisweilen in außerordentlich großen Mengen anwesend waren, sind folgende: *Prorodon fartus*, *P. griseus*, *P. margaritifer*, *P. armatus*, *P. ovum*, *P. spec.*, *Pseudoprorodon spec.*, *Holophrya simplex*, *H. discolor*, *H. spec.*, *Enchelys pupa*, *E. farcimen*, *Spathidium spathula*, *Lionotus anser*, *L. fasciola*, *L. varsoviensis*, *Leucophrya patula*, *Loxodes rostrum*, *Loxophyllum meleagre*, *Lacrymaria olor*, *Trachelophyllum lamella*, *T. apiculatum*, *Paramaecium bursaria*, *P. aurelia*, *P. caudatum*, *P. putrinum*, *Urocentrum turbo*, *Frontonia leucas*, *F. lurida*, *F. acuminata*, *Ophryoglena flava*, *Opisthodon niemeccense*, *Pleuro nema chrysalis*, *Lembadion bullinum*, *Uronema marinum*, *Loxocephalus spec.*, *Cristigera pleuronemoides*, *Cyclidium glaucoma*, *Cinetochilum margaritaceum*, *Colpoda Steini*, *C. cucullus*, *Colpidium colpoda*, *Chilodon cucullulus*, *Ch. uncinatus*, *Glaucoma scintillans*, *G. pyriformis*, *Balantiophorus (= Cyrtolophosis) minutus*, *Coleps hirtus*, *C. uncinatus*, *Trachelius ovum*, *Dileptus anser*, *Nassula armata*, *Spirostomum ambiguum*, *S. teres*, *Bursaria truncatella*, *Stentor polymorphus*, *S. Roeseli*, *Climacostomum virens*, *Condyllostoma vorticella*, *Blepharisma lateritium*, *Disteropsis minuta*, *Dipleurostyla acuminata*, *Aspidisca lynceus*, *Kerona pediculus*, *Trichodina pediculus*, *Halteria grandinella*, *Strobilidium gyrans*, *Oxytricha pellionella*, *O. fallax*, *O. spec.*, *O. platystoma*, *Euplotes patella*, *E. charon*, *Uroleptus piscis*, *U. musculus*, *U. mobilis*, *Stylonichia pustulata*, *S. mytilus*, *Histrio Steini*, *Urostyla Weissei*, *U. grandis*, *Gonostomum affine*, *G. strenuum*, *Pleurotricha grandis*, *Gastrostyla spec.*, *Vorticella campanula*, *V. spec.*, *V. longifilum*, *V. microstoma*, *Epistylis digitalis*, *E. umbellaria*, *E. plicatilis*, *Glossatella spec.*, *Vaginicola decumbens*, *Scyphidia physarum*, *S. nympharum*, *S. amoebina*, *Rhabdostyla brevipes*, *Phascolodon vorticella*.

Alle diese Formen leben ausschließlich in den oberen, O_2 -haltigen Wasserschichten, soweit diese H_2S -frei sind; in die H_2S -haltigen treten sie ohne Not nicht ein, diese Zone ist vielmehr das Reich der Sapropelziliaten.

Gegen diese Darstellung spricht nun anscheinend die Tatsache, daß man in geschöpften Proben Sapropelziliaten und nicht sapropelische häufig zu gleicher Zeit antreffen kann. Diese Erfahrung, die ich, wie oben erwähnt, im Anfang selbst sehr oft machen mußte, ist nun aber keineswegs geeignet, die allgemeine Regel umzustoßen, daß die Ziliaten

im *Freien* nach ihrem O_2 -Bedürfnis und nach ihrer Widerstandsfähigkeit gegen H_2S geschichtet sind. Sie beruht vielmehr darauf, daß beim Schöpfen mittels einer Flasche oder eines Schlamm schöpfers H_2S -haltiges Tiefen- und O_2 -haltiges Oberflächenwasser samt den darin enthaltenen Ziliaten durchmischt wird, und ferner darauf, daß eine Anzahl der nicht sapropelischen Ziliaten die Durchmischung erträgt. Dem eintretenden Wechsel widersteht jedoch niemals (vorausgesetzt, daß überhaupt nennenswerte Mengen von H_2S bzw. von O_2 -freiem Wasser vorhanden sind) die gesamte Anzahl der O_2 -bedürftigen Formen; ein großer Teil geht stets zugrunde. Zu den Formen, die unter solchen Bedingungen überleben, gehören vor allen die Paramäcien, verschiedene Vorticellen, unter Umständen *Coleps hirtus*, *Uronema marinum*, die Colpidien, *Stentor coeruleus* und andere; es sind dies im wesentlichen die von KOLKOWITZ und MARSSON (1902) unter den Poly- und Mesosaprobien aufgezählten Formen. Diese Tiere sind euroxybiont und gleichzeitig gegen geringe H_2S -Mengen $\pm$ indifferent. Daß die obwaltenden Bedingungen aber ihren normalen Ansprüchen zuwiderlaufen, erkennt man daran, daß sie sich nicht „wohl fühlen“, daß sie sich nicht teilen, ferner an auftretenden Deformationen und hyaliner Entartung des Plasmas. Ist nun in den Standproben viel fäulnisfähiges Material vorhanden und dauert infolgedessen die H_2S -Erzeugung ungestört an, bzw. verhindert man durch Zustöpseln der Flasche oder auch durch Einstellen der Proben in einen durch Pyrogallol O_2 -frei gemachten Luftraum eine vollständige O_2 -Durchlüftung der Probe, so gehen auch diese Tiere bald zugrunde. Keinesfalls aber darf man behaupten, daß die in Schöpfproben vorhandenen, $\pm$ lange überlebenden, hier als nicht sapropelisch bezeichneten Formen in irgendeiner Weise an den Schwefelwasserstoff gebunden sind. Wir haben hier vielmehr einen jener nicht seltenen Fälle vor uns, in denen Lebewesen vom physiologischen Eurytypus einer plötzlichen Umweltsänderung besser ausgerüstet gegenüber stehen als andere, dem Stenotypus angehörende.

Diese Beobachtungen zwingen, eine untersuchungstechnische Folgerung zu ziehen, die oben bereits angedeutet wurde, nämlich die, die Proben mit äußerster Sorgfalt zu entnehmen und möglichst bald zu bearbeiten. Meistens wird sich der Zustand der länger aufbewahrten Probe in der Richtung entwickeln, daß der H_2S langsam verschwindet, der O_2 zunimmt, d. h. also, die Sapropelziliaten werden in der Regel früher oder später absterben, die nicht sapropelischen werden überleben. Ein zutreffendes Bild kann nur unter Innehaltung obiger Regeln erhalten werden.

In bezug auf die *nicht sapropelischen Ziliaten* sei erwähnt, daß mir über diese Tiere ein Hunderte von Protokollen umfassendes statistisches Material zur Verfügung steht, es aber zu weit führen würde, hier näher

als vorstehend darauf einzugehen. Es soll nur noch kurz die Frage beantwortet werden: *Leben diese Tiere in den oberen Wasserschichten, weil sie Sauerstoff benötigen, oder aber deshalb, weil sie dem Schwefelwasserstoff ausweichen?* Sind sie in bezug auf O_2 positiv, in bezug auf H_2S negativ chemotaktisch? Laboratoriumsversuche habe ich in dieser Hinsicht nicht angestellt. Aus dem Verhalten im Freien ergibt sich aber folgendes: Die Tiere leben *nur* in den O_2 -haltigen Schichten; sie können also als oxybiont angesprochen werden. Sie weichen der Grenzzone, in der sowohl O_2 , als auch H_2S enthalten ist, aus; sie fliehen also wahrscheinlich den H_2S . Allerdings könnte dies außerdem darauf beruhen, daß die in dieser Zone vorhandenen O_2 -Mengen für die Tiere zu niedrig sind.

Die äußerst interessante Wechselwirkung von O_2 und H_2S auf die Organismen ist von den Biologen bisher sehr vernachlässigt worden. Eine Ausnahme macht nur RYLOV (1923), der die Wirkung des O_2 - und des H_2S -Gehaltes auf eines der in obiger Liste enthaltenen Infusorien, *Loxodes rostrum*, untersucht hat. Er kommt zu dem Schlusse, daß *Loxodes rostrum* dem H_2S , dessen obere Grenze je nach Jahreszeit und Milieuverhältnissen höher oder tiefer liegt, unter allen Umständen ausweicht. Gleichzeitig verlangt dieses Tier ein gewisses Minimum an O_2 , so daß die Zone der größten Verbreitungsdichte immer einige Zentimeter über der oberen H_2S -Grenze zu liegen kommt. Diese Beobachtungen stützen also die eben ausgesprochene Ansicht.

b) *Sapropelformen*. Die Frage nach den Ursachen der horizontalen Verteilung muß nun auch für die Sapropelziliaten gestellt werden: *Leben die Sapropelziliaten in den untersten Wasserschichten, weil sie unbedingt anaërob sind oder aber, weil sie an H_2S -Vorkommen gebunden sind?*

Der Einfluß des O_2 . Untersucht man die Tiere in der Petrischale, im Uhrglase oder auf dem nicht mit Deckglas zugedeckten Objektträger, so bemerkt man nach einiger Zeit (in der Petrischale nach 30 Minuten) pathologische Veränderungen. Die Tiere büßen ihre ursprüngliche Lebendigkeit ein; liegen schließlich gelähmt am Boden und zerfließen. Versetzt man die Tiere aus ihrem natürlichen, H_2S -haltigen Medium in längere Zeit durchlüftetes Tümpelwasser, das unter diesen Umständen keinen H_2S , aber O_2 enthält, so sieht man das gleiche, nur beschleunigt, eintreten. Dies läßt vermuten, daß der eingedrungene Sauerstoff einen schädlichen Einfluß auf die Sapropelziliaten ausübt; die Schädigung kann aber auch durch den H_2S -Mangel verursacht werden. In Uhrglaskulturen (Jenenser Glas) mit H_2S -haltigem Tümpelwasser, in einem Raum gehalten, dessen atmosphärische Luft durch längeres Durchströmen mit Wasserstoff vertrieben wurde, gingen die Tiere erst nach 1—3 Tagen zugrunde. Dasselbe Ergebnis zeitigten Versuche, bei denen die über den Kulturschalen befindliche atmosphärische Luft durch Pyrogallol (vgl. KÜSTER 1907) O_2 -frei gemacht worden war.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß die Tiere, (verwendet wurden *Metopus sigmoides*, *M. contortus*, *Caenomorpha medusala*, *Plagiopyla nasuta* und *Discomorpha Lauterborni*) im O_2 -freien Medium zwar einige Zeit zu leben vermögen, daß aber die anaërobe Beschaffenheit desselben nicht das ausschlaggebende Moment darstellt. Als solches könnte der H_2S -Gehalt des Wassers angesehen werden. Ein Verhungern in derart kurzer Zeit kann kaum in Frage kommen, da ja außer den Schwefelbakterien, die natürlich ebenfalls zugrunde gehen, stets noch allerhand andere anaërobe Bakterien anwesend sind und sich weiter vermehren.

Der Einfluß des H_2S . Wurden die Tiere in einen Raum gebracht, der von H_2S (im KIPFSchenApparat aus FeS und verdünnter HCl entwickelt und dann gewaschen) durchströmt war, so starben sie in kürzester Zeit ab; der H_2S -Gehalt stieg unter diesen Umständen wahrscheinlich zu hoch. Ich stellte dann in den oben erwähnten, atmosphärische Luft enthaltenden Apparat außer dem Kulturschälchen ein mit H_2S -Wasser gefülltes Gläschen. Ergebnis: Die Tiere starben in 1—2 Tagen. Kam zu dieser Vorrichtung noch ein mit Pyrogalllösung gefülltes Gläschen, so hielten sich die Tiere etwas länger, gingen aber nach spätestens 3 Tagen ebenfalls zugrunde.

Es zeigt sich also aus diesen Versuchen, daß mit so einfachen Mitteln befriedigende Ergebnisse nicht gewonnen werden können. Die Partialdrucke des O_2 und des H_2S müssen, wie dies KEIL (1912) für die Schwefelbakterien schon nachgewiesen hat, in ganz bestimmtem Verhältnis zueinander stehen. Versuche, die auf diese Tatsache Rücksicht nehmen, konnte ich aber bis jetzt noch nicht anstellen.

Liste der für den Faulschlamm typischen Ziliaten. Die mitgeteilten faunistischen Ergebnisse setzen uns in den Stand, die an den Faulschlamm gebundenen Formen von denen zu trennen, die nur in den oberen, mit O_2 mehr oder weniger gesättigten bis übersättigten Wasserschichten leben, d. h. also in einem Medium, wie es jeder pflanzenbewachsene Teich enthalten kann, in dem niemals Faulschlamm Bildung eintritt. Nur jene können als Indices für Faulschlamm angesprochen werden. Wenn auch nicht verkannt werden soll, daß das Auftreten gewisser, unter den nicht sapropelischen Formen aufgeführter Ziliaten zu starkem Verdachte hinsichtlich des Reinheitsgrades des betreffenden Gewässers berechtigt, so sind diese Formen jedoch *nicht beweisend* für stärkere, unter H_2S -Entwicklung ablaufende Verunreinigungsprozesse, und auf keinen Fall darf die große Liste der oben aufgezählten, „in Faulschlammtümpeln lebenden“ Ziliaten in diesem Sinne gebraucht werden.

Alle Organismen, die in ihrem Auftreten von der Anwesenheit leicht zersetzlicher organischer Substanzen abhängig sind, werden nach KOLKWITZ und MARSSON (1909) als *Saprobien* bezeichnet. Nach dem Grade der Zersetzung, in dem sich die organischen Stoffe in einem Gewässer

befinden, (es wird hauptsächlich an fließende gedacht), unterscheiden diese Forscher eine *polysaprobe Zone*, durch Reichtum an zersetzungsfähigen, hochmolekularen Substanzen, Reduktionsprozesse, demgemäß Abwesenheit von O_2 , Anwesenheit von H_2S charakterisiert, ferner eine α - und β -*mesosaprobe Zone*, in denen das zersetzungsfähige Material bereits stark vermindert ist, weshalb die Prozesse an Intensität abnehmen und in zunehmendem Maße Oxydationsprozesse die Reduktionsvorgänge verdrängen, bis allmählich die *oligosaprobe Zone* erreicht wird, „die Region des (praktisch gesprochen) reinen Wassers“ (KOLKWITZ und MARSSON 1909, S. 129 ff.). Nach dieser Einteilung, die im großen und ganzen als glücklich und brauchbar zu bezeichnen ist, gehört der am Grunde stehender Gewässer angehäuften Faulschlamm und die unmittelbar darüber gelegene, H_2S enthaltende Wasserschicht der polysaprobe Zone an; nach oben hin geht diese allmählich in die α - und β -mesosaprobe und gegebenenfalls in die oligosaprobe Zone über. Scharfe Grenzen bestehen natürlich nicht, solche zu ziehen, ist von KOLKWITZ und MARSSON mit Recht auch nicht versucht worden. Wir haben hier also den Fall vor uns, daß die KOLKWITZ- und MARSSONschen Zonen nicht hintereinander geschaltet sind, sondern übereinander; jene Aufeinanderfolge ist typisch für fließende, diese für stehende Gewässer.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß die von LAUTERBORN (1901) als sapropelische Ziliaten bezeichneten Organismen den „Polysaprobien“ von KOLKWITZ und MARSSON zuzurechnen sind. (Vorstehende Ausführungen schienen nötig, um den gleich zu besprechenden Divergenzen zwischen den Listen der Polysaprobien von KOLKWITZ und MARSSON und der Sapropelziliaten von LAUTERBORN und mir auf den Grund gehen zu können.)

Polysaprob (= sapropelisch) leben in der Faulschlammzone stehender Gewässer in der Umgebung von Leipzig:

1. Die *Metopus*-Arten,
2. Die *Caenomorpha*-Arten,
3. Die *Plagiopyla*-Arten,
4. Die *Epalxis*-Arten,
5. Die *Discomorpha*-Arten,
6. Die *Saprodinium*-Arten,
7. *Lagynus elegans*,
8. *Dactyloclamys hystrix*,
9. *Chaenia binucleata*,
10. *Pelamphora* (*Vasicola*) *Bütschlii*,
11. *Ludio parvulus*.

Nach LAUTERBORN (1915), mit dessen Erfahrungen meine Ergebnisse weitgehend übereinstimmen, kommen in der oberrheinischen Tief-

ebene noch folgende, in hiesiger Gegend gar nicht oder in den oberen, O₂-haltigen Wasserschichten angetroffene Ziliaten hinzu:

12. *Chaenia limicola*,
13. *Legendrea loyesae*,
14. *Spathidium Lieberkühni*,
15. *Perispira ovum*,
16. *Lacrymaria aquae-dulcis*,
17. *Dinophrya Lieberkühni*,
18. *Dactylochlamys pisciformis*,
19. *Amphileptus Claparedei*,
20. *Opisthodon niemeccense* (hier in den oberen Wasserschichten),
21. a) *Loxocephalus luridus*, b) *L. granulatus*,
22. *Cristigera pleuronemoides* (hier in den oberen Wasserschichten),
23. *Microthorax sulcatus*,
24. *Blepharisma lateritium* (hier in den oberen Wasserschichten),
25. *Blepharisma musculus*,
26. *Tropidoatractus acuminatus*.

Die meisten dieser Formen, nämlich Nr. 13, 14, 15, 16, 17, 21a, 22, 23, 24 und 25 wurden von LAUTERBORN nur sehr vereinzelt, einige von ihnen überhaupt nur ein einziges Mal beobachtet, so daß wir die unter 1—11 aufgeführten Ziliaten, außerdem 12 und 18 als die häufigsten und typischsten Sapropelvertreter bezeichnen können.

Demgegenüber zählen KOLKWITZ und MARSSON (1909, S. 134) unter den Polysaprobien nur folgende Ziliaten auf:

1. *Paramaecium putrinum*,
2. *Vorticella microstoma*,
3. *Vorticella putrina*.

Es fehlen also in dieser Liste vollkommen die oben erwähnten Formen. Nr. 1 und 2 wurden oben unter den O₂-bedürftigen bzw. dem H₂S ausweichenden Formen der oberen Gewässerschichten aufgeführt. Nr. 3 wurde in der hiesigen Gegend nicht gefunden. Bedenklich erscheint außerdem, daß *Caenomorpha medusala* erst in der α -mesosaprobien, die *Metopus*-Arten und *Plagiopyla nasuta* erst in der β -mesosaprobien Zone aufgezählt sind. Auch LAUTERBORN (1915, S. 473ff) vermißt die von ihm als polysaprob erkannten Formen. Was deren Unterbringung bei den Mesosaprobien anbelangt, so hält er dies für „ganz unmöglich, wenn man weiter sieht, daß KOLKWITZ und MARSSON unter ihren ‚ β -Mesosaprobien‘ von anderen schlammbewohnenden Formen selbst Fische wie den Aal, Würmer wie *Criodrilus*, *Rhynchelmis*, *Halmopis sanguisuga*, Mollusken wie *Unio tumidus*, *Lithoglyphus naticoides* usw. aufführen. Diese wenigen Stichproben dürften genügen, um zu zeigen, daß die Mesosaprobien im Sinne von KOLKWITZ selbst in ein und derselben

Biocönose wie z. B. im Grundschlamm, Tiere von sehr verschiedenen Ansprüchen zusammengewürfelt enthalten. Das gilt nicht nur von der Gruppe als Ganzes, sondern auch für die beiden Unterabteilungen, deren Auseinanderhaltung im einzelnen zudem manchmal doch etwas gar zu künstlich und gesucht erscheint, wie schon die zahlreichen Unbestimmtheiten und Abschwächungen (,vielleicht auch polysaprob, neigt zur α - bzw. β -mesosaprobe Lebensweise, auch oligosaprob' usw.) erkennen lassen.“

Diese ablehnende Kritik besteht meines Erachtens zu Recht. Was die übrigen von KOLKWITZ und MARSSON unter den α -Mesosaprobien angeführten Ziliaten betrifft, so wurde schon oben erwähnt, daß sie von mir stets nur in den obersten, O_2 -haltigen Schichten angetroffen wurden, d. i. in einem Medium, das in vielen Teichen ohne Faulschlamm-bildung ebensogut vorkommen kann, in denen denn auch diese Ziliaten sehr häufig gefunden werden. Diese Formen sind mit dem Faulschlamm-vorkommen in keiner Weise verknüpft, *können also auch nicht als Anzeichen für künstliche oder natürliche Verunreinigungen größeren Ausmaßes angesprochen werden*. Sie leben in den oberen Schichten der Faulschlammtümpel nicht deshalb, weil an deren Boden organische Substanzen unter H_2S -Entwicklung faulen, sondern weil die ausgesprochene Stratifikation dieser Gewässer ihnen in den oberen Wasserschichten ein Medium darbietet, das ihrem sonstigen Wohngebiet weitgehend entspricht.

Die Befunde von KOLKWITZ und MARSSON beruhen wahrscheinlich auf der Art der Probeentnahme (vgl. Seite 313).

11. Die natürlichen Faulschlammgewässer als Biotop.

Es gehört zu den Grundanschauungen der ökologischen Betrachtungsweise, daß alle an einer bestimmten Lebensstätte wohnenden Organismen sich gegenseitig in dieser oder jener Weise beeinflussen und daß kein Glied sich in völliger biologischer Isolierung befindet. In diesem letzten Kapitel soll deshalb ein Blick auf die Faulschlammgewässer als Ganzes und auf die mannigfaltigen Beziehungen zwischen dem biotischen und dem abiotischen Geschehen geworfen werden, Beziehungen, die sämtliche in und an den Faulschlammtümpeln lebenden Tiere und Pflanzen zu einer Gemeinschaft, also zu einer Einheit höheren Grades vereinigen. Durch die gegenseitige, zum Teil auch nur einseitige Bedingtheit werden auch Organismen, die nicht ganz unmittelbar den Faulschlammgewässern angehören, nämlich Bäume, Sträucher und andere höhere Pflanzen der nächsten Umgebung, in den Kreis der alljährlich in diesen Gewässern sich abrollenden zyklischen Prozesse gezogen, so daß wir als topographische Einheit, in deren Bereich sich jenes Geschehen abspielt, als *Biotop* oder *Lebensstätte*, die *Faulschlammtümpel*

samt ihrer nächsten Umgebung verstehen wollen. Die an diesem Biotop wohnenden pflanzlichen und tierischen Organismen sind, wie wir sehen werden, durch die gegenseitige Bedingtheit zu einem Bevölkerungssystem zusammengeschweißt, das instande ist, aus sich heraus die Kräfte auszulösen, welche einseitige Auswüchse verhindern und das gesamte System in einer mittleren Gleichgewichtslage erhalten. Sie bilden eine *Biocönose*.

Zuerst soll eine *Definition des Begriffes Faulschlammgewässer* gegeben werden:

Die natürlichen Faulschlammgewässer der Umgebung von Leipzig sind stehende Süßwasseransammlungen, an deren Grunde infolge von Abbauprozessen hochmolekularer, organischer Substanzen ein H_2S -haltiger, schwarzer Schlamm vorhanden ist und deren Wasser in den unmittelbar über dem Schlamm gelegenen Schichten freien H_2S und keinen oder doch nur ganz wenig O_2 enthält (stets weniger als 1 mg), während die oberen Schichten je nach Gewässertiefe und dem Grade der Verunreinigung H_2S -frei und O_2 -haltig sein können. Gegen die übrigen, nicht Faulschlamm führenden, reineren Gewässer sind sie nicht durch scharfe Grenzen abzutrennen; es finden sich vielmehr eine Reihe von Übergangsstufen. Als solche können einmal diejenigen Gewässer gelten, die nur zeitweilig oder zufällig zu Faulschlammbildung übergehen, andererseits diejenigen, die dauernde, aber lokalisierte Faulschlammerde aufweisen. Der Grad der H_2S -Entwicklung hängt nur von dem Umfang der Zufuhr an zersetzungsfähigen Substanzen ab.

Die *äußere Erscheinungsform dieser Gewässer* ist in den typischen Fällen so prägnant, daß bereits durch bloße Betrachtung eine grobe Unterscheidung möglich wird. Es sind kleinere, stark mit Wasser- und Sumpfpflanzen bewachsene, von Erlen- oder Weidengebüsch umsäumte oder gänzlich von Laubwald umschlossene Gewässer mit (von außen gesehen) schwarz erscheinendem Wasser. Derartige Gewässer zeichnen sich meist durch eine sehr bedeutende Faulschlammentwicklung aus. Ist diese aber geringer, so ist der äußere Anblick zumeist auch ein anderer, er nähert sich dann dem Typus unserer gewöhnlichen Teiche. Nach der Herkunft der fäulnisfähigen Substanzen unterscheiden wir natürliche, durch Pflanzenreste, ohne Eingreifen des Menschen verunreinigte Faulschlammgewässer und künstliche, die erst durch das Zutun des Menschen ihren Faulschlammcharakter erhalten.

Der *Chemismus der natürlichen Faulschlammgewässer* wird beherrscht durch den Antagonismus zwischen dem Schwefelwasserstoff und dem Sauerstoff. Ersterer, in der Bodenzone unter der Mitwirkung von Bakterien aus organischen Substanzen und Sulfaten entstehend, findet sich in den tiefsten Wasserschichten; letzterer, dem Wasser durch die Oberflächenabsorption und durch chlorophyllhaltige Pflanzen zugeführt, ist

in den oberen Schichten gelöst. Da sie sich rein chemisch miteinander umsetzen, müssen nach einer mittleren, zwischen den Maximalzonen beider Gase gelegenen Schicht hin die absoluten Werte der beiden Stoffe abnehmen, so daß eine Zone entsteht, in der sowohl der O_2 , wie auch der H_2S nur in minimalen Mengen vorhanden sind (Ausgleichsschicht). Die Faktoren, welche die Schichtung bedingen, sind also höchst einfacher Natur; es sind die natürliche Schwere der zu Boden sinkenden Pflanzenteile, die Verdrängung des O_2 durch den gebildeten H_2S und die O_2 -Absorption der Wasseroberfläche.

Die Schichtung des H_2S - und des O_2 -haltigen Wassers bedingt die *zonale Verteilung der Organismen*. In der O_2 -freien, H_2S -haltigen Bodenzone leben anaerobe, rote Schwefelbakterien, die den H_2S assimilieren und auf ihn angewiesen sind. Sie sind die Hauptnahrungsquelle für die ebenfalls anaeroben Sapropeziliaten. In der sowohl O_2 , als auch H_2S -enthaltenden mittleren Zone leben vor allem farblose Schwefelbakterien, die beide Stoffe zum Leben benötigen. Die H_2S -freie, O_2 -durchlüftete Ober-schicht wird von zahlreichen nicht sapropelischen Organismen bevölkert.

Biotische und abiotische Faktoren zeigen sich gegenseitig bedingt. Die Menge des in das Wasser gelangenden toten Pflanzenmaterials bestimmt die Art der sich entwickelnden Zersetzungsprozesse. Die Vegetation der Tümpel und ihrer Umgebung gewährleistet eine ausgiebige Versorgung mit organischen Substanzmengen. Am Grunde sammeln sich beträchtliche Mengen von freiem H_2S an, dessen Vorhandensein die Voraussetzung für die Entfaltung der roten Schwefelbakterien ist, die ihrerseits wieder den Sapropeziliaten das Dasein ermöglichen. Über dem Bestand dieses Teiles der Biozönose aber steht dauernd die Drohung der Erschöpfung des H_2S durch die Assimilationstätigkeit der Bakterien selbst und dessen Vernichtung durch den von der Oberfläche her eindiffundierenden O_2 . So erhält sich infolgedessen ihre Entfaltung stets in bestimmten Grenzen und schwankt je nach den äußeren Einflüssen um einen Gleichgewichtszustand. Der von der Oberfläche her eindringende O_2 ermöglicht andererseits den farblosen Schwefelbakterien, ebenfalls H_2S -Konsumenten, das Leben. Beide, die farblosen wie die roten, entfernen den für die allermeisten Organismen schädlichen H_2S aus dem Stoffkreislauf und führen ihn in Sulfate über, die von den höheren Pflanzen wieder assimiliert und in lebende Substanz übergeführt oder aber von den sulfatreduzierenden Bakterien in H_2S zurückverwandelt werden, der dann von neuem in den oben beschriebenen Kreislauf eintritt (vgl. Abb. 57). Die zahlreichen, sehr verschiedenartigen organischen Spaltungsprodukte des Eiweißes, die in der anaeroben H_2S -Schicht nur von anaeroben Bakterien ausgenutzt werden können, bringen in den oberen, O_2 -haltigen und H_2S -freien Wasserschichten ein blühendes Leben zur Entfaltung; aerobe Bakterien, Flagellaten, Algen,

Ziliaten und eine Reihe von Metazoen sind hier die Nutznießer, sei es nun direkt oder indirekt, indem sie die von ihren Nahrungstieren aufgebaute Substanz ausnutzen. Bedeutete für die durch den H_2S bedingten Formen der O_2 eine ständige Bedrohung ihrer Existenz, so gilt dies von den Organismen der oberen Schichten in bezug auf den H_2S , der ihren Lebensraum von unten her einzuengen vermag. Eisbedeckung oder abnorm plötzlich eintretender Laubfall können beispielsweise den H_2S -Gehalt soweit anschwellen lassen, daß ihrem Bestand zeitweise ein Ziel gesetzt ist; sie müssen in Gestalt von Zysten, Dauereiern oder auf andere Weise versuchen, über die ungünstige Periode hinwegzukommen, und so sehen wir auch diesen Teil der Biocönose letzten Endes in Abhängigkeit von dem beherrschenden Merkmal der Faulschlammgewässer, der H_2S -Bildung.

Die Faulschlammgewässer stellen einen charakteristischen Zug im Antlitz der Erde dar. Mit ihr haben sie auch ihre *Geschichte*. Die Faulschlammgewässer unserer Gegend sind postglazialer Entstehung. Während der Eiszeit war das gesamte Gebiet tief unter mächtigen Binneneismassen verborgen. Nach dem Rückzuge des Eises haben die Flüsse, vor allem die Elster, Pleiße und Mulde, das gesamte Gebiet der heutigen Flußauen, in denen sich die Mehrzahl der Faulschlammtümpel findet, breit überflutet, wie zahlreiche Flußschotterablagen an den Rändern der heutigen Talauen beweisen. Mit dem weiteren Rückzuge des Eises haben dann die Flüsse ihren ursprünglichen Wasserreichtum verloren, außerdem sind Stauungserscheinungen weggefallen, die den ungehinderten Abfluß zum Meere erschwerten, so daß die weiten Talgebiete langsam verlandeten. In diese Zeit fällt die erste Entstehung der heutigen Faulschlammtümpel. Tiefer gelegene Flächen und Mulden behielten Wasser, Altwässer wurden von den Flußläufen abgeschnürt usw. Kurz nach ihrer ersten Entstehung können diese Gewässer nur oligosaprob gewesen sein; denn die erst in der Entfaltung begriffene Vegetation, außerdem auch die alljährlich zur Zeit der Schneeschmelze höchstwahrscheinlich aufgetretenen Überflutungen, die den angesammelten Detritus immer wieder fortführten, waren der Ausbildung fäulnisfähiger Ablagerungen hinderlich. Erst allmählich gingen sie in mesosaprobe und polysaprobe Gewässer über. Heutzutage haben die meisten von ihnen ihren Höhepunkt bereits weit überschritten und stehen mitten im Endstadium der Verlandung. Letzten Endes ist ja der ganze Vorgang der Faulschlammbildung nichts anderes als ein Verlandungsprozeß, und daß tatsächlich bereits eine große Anzahl von Faulschlammgewässern in der norddeutschen Tiefebene auf diese Weise verschwunden ist, haben die oben (S. 274) erwähnten Untersuchungen POTONIÉS erwiesen¹. Eine Zeit besonders hoher Blüte, vielleicht die Periode ihres Maximums,

¹ Vgl. auch den Artikel „Kohlen“ im Handbuch d. Naturwissenschaften.

dürfte für die Faulschlammgewässer die feuchte boreal-atlantische Eichenmischwaldzeit gewesen sein, die etwa 3000 Jahre zurückliegen mag, und während welcher die Temperatur wesentlich höher gewesen sein muß als in der Gegenwart, da, wie RUDOLPH und FIRBAS (1927) gezeigt haben, in den mitteldeutschen Gebirgen die Bäume bis zu 400 m höher hinaufgegangen sind als heute. Das zukünftige Schicksal der Faulschlammgewässer wird sein, daß ihre Bodenablagerungen bei zunehmender Verlandung festere Beschaffenheit annehmen, in Sapropelgallert und schließlich in Sapropelite übergehen.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Faulschlammorganismen an ihrem jetzigen Standorte eine verhältnismäßig kurze Vergangenheit hinter sich haben; es erhebt sich ferner die Frage, *von wo aus die Besiedelung der mitteldeutschen Faulschlammgewässer erfolgt* sein mag. Am nächsten liegt die Annahme, daß die Sapropelorganismen dem zurückweichenden Eise der Glazialperioden vom S, SO und SW aus nachgerückt sind, wo sie demnach ein uraltes Dasein hätten. Diese Annahme würde an Wahrscheinlichkeit sehr gewinnen, wenn es gelänge, nachzuweisen, daß die in S-, SO- und SW-Europa lebenden Sapropelziliaten eine breitere Gattungs- und Artentfaltung aufweisen als die unsrigen, da man annehmen darf, daß den im N veränderten Bedingungen nur eine gewisse Anzahl der südlichen Formen gewachsen war; fernerhin dann, wenn die südlichen Formen primitivere Merkmale aufweisen als unsere. Diese Fragen können aber erst in Angriff genommen werden, wenn die ortsansässigen Zoologen jener Gebiete dem Faulschlamm und seiner Lebewelt Beachtung geschenkt haben.

Ebensogut denkbar wie eine Besiedelung unserer postglazialen Faulschlammgewässer vom Süden her ist aber auch die Annahme eines von Norden her, nämlich vom Meere aus erfolgten Eindringens in den neugeschaffenen Lebensraum. Leider wissen wir über die marinen Faulschlammziliaten so gut wie nichts, obwohl anzunehmen ist, daß auch die im Meerwasser an verschiedenen Stellen auftretenden Faulschlammansammlungen ihre spezifische Lebewelt besitzen. Wenn nun aber die Besiedelung vom N bzw. vom NW her erfolgt ist, so müßte von den nordischen oder norddeutschen Formen gegebenenfalls das gelten, was oben von den südlichen gesagt wurde, sie müßten in größerer Gattungs- und Artenzahl auftreten, eventuell auch primitivere Merkmale besitzen als unsere. Und dies scheint tatsächlich der Fall zu sein. Eine so weitgehende Aufspaltung des Genus *Metopus* z. B. in Arten und Unterarten, wie sie KAHL (1926) in Hamburger Gewässern beobachtet hat, konnte ich in der Gegend von Leipzig nicht feststellen, so daß vielleicht die Annahme der Besiedelung unserer Faulschlammgewässer vom N her nicht so ganz von der Hand zu weisen ist¹.

¹ Die Richtigkeit der von KAHL mitgeteilten Befunde vorausgesetzt.

Jeder Biotop weist *Leitformen* auf, die nur ihm eigen sind. Das sind in unserem Falle die oben beschriebenen Sapropeziliaten. Wenn wir uns diese Formen noch einmal vergegenwärtigen, so tritt uns ein auffallendes, nahezu die ganze Gruppe umfassendes Merkmal in der bei freilebenden Ziliaten geradezu unerhörten *Neigung zur Ausbildung bizarrer Körperformen* entgegen, ein Merkmal, das an Eindringlichkeit noch gewinnt, wenn man bedenkt, daß sich eine verhältnismäßig so große Zahl absonderlicher Formen auf einem so kleinen Ausschnitt des Lebensraumes vorfindet, während die ungeheure Zahl der übrigen (freilebenden) Ziliaten nichts derartiges hervorgebracht hat. Die Tendenz zur Verzerrung der Grundformen erscheint geradezu als ein an das Milieu gebundenes Gesetz. Andere gemeinsame Züge sind die Ausbildung einer starren, *panzerartigen Pellicula* bei einer Reihe von Sapropeziliaten und die *Torsion des Körpers* bei anderen.

Drückt sich nun in diesen gemeinsamen Formenmerkmalen eine spezifische Beeinflussung durch die Beschaffenheit des Lebensraumes aus? Aus rein statistischen Erwägungen, wie sie sich beim Vergleich mit den übrigen (freilebenden) Ziliaten ergeben, möchte man diese Möglichkeit bejahen; der gänzliche Mangel ähnlicher Formen in anderen Lebensräumen, die Gebundenheit der aberranten Formen an den Faulschlamm drängen zu diesem Schluß. Allein, dieser Überlegung haftet etwas Unbefriedigendes, wohl auch Unzulängliches an; sie konstatiert, aber begründet nicht. Suchen wir aber die beschriebenen Formeigentümlichkeiten als funktionelle Anpassungen an die Beschaffenheit des Lebensraumes zu verstehen, so stoßen wir auf große Schwierigkeiten. Anpassungen müssen dem Kriterium der Zweckmäßigkeit standhalten. Welchen Nutzen könnten nun aber z. B. die zahlreichen Dornen- und Stachelbildungen für die innerhalb des Schlammes lebenden Tiere haben? Soll man sie als Schwebevorrichtungen auffassen, obwohl von einem Schweben im freien Medium hier gar nicht die Rede sein kann; soll man sie als Sperrvorrichtungen gegen das Absinken in tiefere Schlammschichten ansehen, wo doch, genau betrachtet, die Gefahr eines Absinkens spezifisch so leichter Tiere innerhalb eines dichten Mediums, wie es der Faulschlamm darstellt, in Wirklichkeit gar nicht besteht; ganz abgesehen davon, daß das Verhältnis zwischen Körpergröße und Stachelausbildung in den meisten Fällen (z. B. *Saprodinium*, *Discomorpha*) wesentliche statische Effekte gar nicht erwarten läßt? Man kann ebenso gut annehmen, daß die Stacheln ihren Trägern bei dem Vordringen im Schlamm eher hinderlich als förderlich sind und sich vorstellen, daß ein wurmförmig langgestrecktes, biegsames Tier wie *Spirostomum ambiguum* und *Lacrymaria olor* ihnen gegenüber stark im Vorteil ist. Eher ist als eine Anpassung an das Leben zwischen Detrituspartikelchen schon die schraubige Drehung des Vorderendes oder des ganzen Körpers (*Metopus*,

Cuenomorpha, *Dactylochlamys*) zu verstehen, da sie das Hindurchwinden durch Schlammteilchen erleichtert. Vielleicht ist auch die panzerartige Beschaffenheit der *Pellicula* als Anpassung an das Leben im Schlamm aufzufassen, und zwar als Schutz gegen mechanische Verletzungen. Auch die außergewöhnlich langen, teils geißelartig dünnen, teils zirrenartig verstärkten Bewegungsorganellen vieler Formen (*Epalxis*, *Saprodinium*, *Discomorpha*, *Dactylochlamys*, *Caenoromorpha*) lassen sich als Anpassungen an den Lebensraum betrachten, da sie die Erschwerung der Fortbewegung innerhalb des Schlammes kompensieren.

Wenngleich also der Versuch, die Körperform der Sapropeziliaten als Funktion des Lebensraumes aufzufassen, zur Zeit noch auf unsicherer Basis steht, so soll doch nicht versäumt werden, im Anschluß an Vorstehendes auf eine Tatsache hinzuweisen, welche ebenfalls auf das Bestehen uns unbekannter Beziehungen zwischen dem Lebensraum und der Körperform der Sapropeziliaten deutet: Die Analogien zwischen Bau und Lebensweise der Ziliatenfauna des Wiederkäuermagens und des Faulschlammes. Beide Ziliatengruppen leben in einem O₂-freien Zellulosebrei, und beide zeichnen sich durch absonderliche Körperformen aus, insbesondere durch auffällige Stachelbildungen. Schließlich können in diesem Zusammenhange auch noch die im Darmkanal holzerstörender Termiten lebenden Trichonymphen erwähnt werden, von denen in bezug auf Bau und Lebensweise ein gleiches gilt. „So sehen wir also“, sagt LAUTERBORN (1915, S. 470), „an einer Reihe von Stätten lebhafter Zellulosegärung eine Infusorienfauna von ganz eigener Formgestaltung entwickelt. Bei aller Verschiedenheit der Typen im einzelnen . . . zeigen doch zahlreiche Infusorien da wie dort übereinstimmend gewisse Züge in der Ausprägung der Körpergestalt, die wir wohl als Formreaktionen auf die speziellen Bedingungen der nächsten Umwelt, vor allem auf das Leben innerhalb des Zellulosebreies ansprechen dürfen.“

Im Naturganzen nehmen die Faulschlammgewässer wegen der Anwesenheit des „lebensfeindlichen“ Schwefelwasserstoffes eine etwas abgeordnete Stellung ein; sie sind durch diesen Stoff gegen andere Biotope mit einer höheren Schranke abgegrenzt, als dies sonst zwischen verschiedenen Biotopen in der Regel der Fall ist. Dieses Biotopmerkmal nötigt den Organismen, die von ihm Besitz ergreifen wollen, (gemeint sind hier nur die Bewohner der Faulschlammsschicht), von vorn herein eine kategorische Entscheidung auf: Entweder extreme Anpassung an den H₂S-Gehalt des Wassers oder Verzicht auf den Wohnraum; eine beiläufige Ausnutzung kommt wegen der giftigen Wirkung des H₂S nicht in Frage. Es ist aber eine allgemeine Erscheinung, daß weitgehende Anpassungen nach der einen Seite hin stets von Einbußen auf der anderen begleitet sind. So kommt es, daß die Leitformen des Faulschlammes, die Sapropeziliaten, einen so hohen Grad von Exklusivität aufweisen, sie

sind *stenotop*. Die Oberflächenformen dagegen leben in einem Medium, das sich nicht so weit von den in den Nachbargebieten herrschenden Bedingungen entfernt, sie sind nur *eurytop*. Die ersteren gehören zu den eucöen Organismen und mögen daher *eusapropelisch*, letztere sind tychocöen und mögen *tychosapropelisch* genannt werden.

Die Ausdrücke „saprobiont“ und „saprophil“, die THIENEMANN (1925) vorschlägt, erscheinen mir wegen des Fehlens der wichtigen Silbe „pel“ etymologisch weniger prägnant; saprobiont (saprobisch) = fäulnisbewohnend, sapropelisch (sapropelobiont) = faulschlambewohnend; Saprophyten und -zoen sind Fäulnisbewohner, Sapropelophyten und -zoen sind Faulschlambewohner; die Örtlichkeit ist saprob, wenn faulende Substanzen vorhanden sind, sapropelhaltig, wenn Faulschlamm gebildet wird.

Literaturverzeichnis.

1. Alsterberg, G. (1926): Biochem. Z. **170**, 30—75. — 2. Aster, E. (1902): Schr. Sächs. Fischerei-Ver. **30**. — 3. Bavendamm (1924): In: Kolkwitz, Pflanzenforsch. H. 2. — 4. Beijerinck, M. W. (1895): Zbl. Bakter. II **1**. — (1904): Ebenda **11**. — 5. Blochmann, F. (1894): Biol. Zbl. **14**, 89. — (1895): Die mikrosk. Tierwelt d. Süßwassers. Hamburg 1895. — 6. Brehm, V.: Mikrokosmos **14**, 122—126. — 7. Bresslau, E. (1925): Arch. Hydrobiol. **15**. — 8. Buder (1915): Jb. Bot. **56**, 529. — (1919): Ebenda **57**. — 9. Bütschli, O. (1879): Ber. Zool. Stat. Neapel **1879**, 185. — (1889): Protozoa III, Bronns Klass. u. Ordn. Leipzig 1887—89. — 10. Calkins, G. (1926): The Biology of the Protozoa. New York 1926. — 11. Claparède et Lachmann (1857): Etudes sur les Infusoires et les Rhizopodes. Genf 1857—58. — 12. Délebecque, A. (1898): Les lacs français. Paris 1898. — 13. Dieffenbach und Sachse (1912): Internat. Rev. Biol. Suppl. **3**. — 14. Diesing, K. M. (1866): Sitzgsber. Akad. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **52**, 505—580. — 15. Düggeli, M. (1917 bis 1918): Verh. Schweiz. naturforsch. Ges. Zürich, 99. Jahresvers., 263—264. — (1919): Neujahrsbl. naturforsch. Ges. Zürich **121** (1919). — 16. Dujardin, F. (1841) Hist. nat. d. zoophyt. infusoires. Paris 1841. — 17. Eberhard, E. (1858): Progr. d. Realschule Koburg, Ostern 1858. — (1862): Ebenda, Ostern 1862. — 18. Engelmann, W. (1862): Z. Zool. **11**, 347—393. — 19. Entz, G. (1884): Mitt. Zool. Stat. Neapel **5**, 289—444. — 20. Fauré-Fremiet, E. (1924): Bull. Biol. France Belg. et Suppl. **4** (1924). — 21. Gourret et Roeser (1886): Arch. zool. expér. 2. s., **4**, 443 bis 534. — 22. Griesel, R. (1921): Mitt. geogr. Ges. naturhist. Mus. Lübeck 2. Reihe, H. 28. — 23. Gruber, A. (1879): Ber. naturforsch. Ges. Freiburg **7**, 533—535. — (1884): Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol. N. Cur. **46**, 509. — 24. Güntert, A. (1920): Arch. f. Hydrobiol. **14**, 523—571. — 25. Helland-Hansen, B. (1908): Internat. Rev. d. Hydrobiol. **1**, 553. — 26. Hentschel, E. (1923): Abderhalden, Handb. d. biol. Arbeitsmeth. Abt. 9, T. 2, 1. Hälfte, H. 1. — 27. Hesse, R. (1924): Tiergeographie auf ökol. Grundlage. Jena 1924. — 28. Huß, H. (1913): Internat. Rev. d. Hydrobiol. **6**, 38—43. — 29. Kahl, A. (1926): Arch. Protistenkunde **55**, 197 bis 438. — (1927): Ebenda **57**, 121—203. — 30. Keil, F. (1912): Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen **11**, 335. — 31. Knauthe, K. (1907): Das Süßwasser. Neudamm 1907. — 32. Knipowitsch, N. (1912): Internat. Rev. d. Hydrobiol. **10**, 575. — (1925): Ebenda **12**, 13. — 33. Kolkwitz und Marsson (1902): Mitt. Prüfgsanst. Wasserhyg. Berl. 1902. — (1909): Internat. Rev. d. Hydrobiol. **2**, 126. — 34. Küster, E. (1907): Anleit. z. Kultur d. Mikroorganismen. Leipzig 1907. — 35. Lauterborn, R. (1901): Zool. Anz. **24**. — (1906): Allg. bot. Z. **12**, 196. — (1908): Z. Zool.

90. — (1915): Verh. naturhist.-med. Ver. Heidelberg, N. F. **13**, 395—481. — 36. **Levander, K.** (1894): Acta Soc. Flor. Faun. Fenn. **9**, F. 7, 1—81. — 37. **Lepsi, J.** (1926): Arch. Protistenkde **53**, 378—406. — 38. **Lieske, R.** (1912): Ber. dtsch. bot. Ges. **30**, 12—22. — (1926): Kurzes Lehrbuch d. allgem. Bakterienkunde. Berlin 1926. — 39. **Mermod, G.** (1914): Rev. Suisse zool. **22**, 31—114. — 40. **Möbius, K.** (1877): Die Austern u. die Austernwirtschaft. Berlin 1877. — 41. **Müller, O. F. M.** (1786): Animalcula infusoria etc. Hafniae et Lipsiae 1786. — 42. **Münz** (1915): Diss. Halle 1915. — 43. **Nadson, G. A.** (1903): Ref. in Bot. Zbl. **96**, 591 bis 593. — 44. **Noland, L.** (1927): J. of Morph. **44**, 341—362. — 45. **Noll** (1917): Z. angew. Chem. **1**, 105. — 46. **Ohlmüller und Spitta** (1921): Die Untersuchung u. Beurteil. d. Wassers u. d. Abwassers. Berlin 1921. — 47. **Omeliansky, W.** (1906): Der Kreislauf d. Schwefels. In: Lafar, Handb. d. techn. Mykologie **3**, 214—243. — 48. **Potonié, H.** (1905): Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. 1905, 1—2. — (1910): Die Entstehung der Steinkohle u. d. Kaustobiolithen überhaupt. 5. Aufl. 1910. — 49. **Quennerstedt, A.** (1867): Acta Univ. Lundensis 1867, F. 7. — 50. **Riggenbach, E.** (1922): Diss. Basel 1922. — 51. **Risch, C.** (1922): Internat. Rev. d. Hydrobiol. **10**, 309—313. — (1924): Ebenda **12**, 141—143. — 52. **Roux, J.** (1899): Rev. Suisse zool. **6**, 557—635. — (1901): Mém. Inst. Nat. Gén. **19**. Genf: H. Kündig 1901. — 53. **Rudolph und Firbas** (1927): Beih. z. Bot. Zbl. 2. Abt. (1927). — 54. **Ruhland** (1924): Jb. Bot. **63**, 321. — 55. **Rylov, V. M.** (1923 a): Internat. Rev. d. Hydrobiol. **11**. — (1923 b): Russ. hydrobiol. J. **2**. — (1924): Verh. internat. Ver. theor. u. angew. Limnologie Innsbruck. — 56. **Sawjalow, W.** (1913): Zbl. f. Bakter. II **39**, 440. — 57. **Schewiakoff, W.** (1896): Infusoria aspirotricha (russ.). Mém. Acad. Imp. Sci. Pétersbourg, Série 8 (1896). — 58. **Schouteden, H.** (1906): Ann. Biol. Lacustre **1**, 383—468. — 59. **Skene, M.** (1914): New Phytologist **13**, 1—17. — 60. **Söhngen, N. S.** (1906): Zbl. Bakter. **15**, 513—517. — 61. **Spandl, H.** (1923): Internat. Rev. d. Hydrobiol. **11**, 382—383. — 62. **Stein, F.** (1860 a): Sitzgsber. kgl. böhm. Ges. Wiss. Prag 1860, 56—62. — (1860 b): Ebenda 44—50. — (1867): Der Organismus der Infusionstiere. Leipzig 1867. — 63. **Sterki, V.** (1878): Z. Zool. **31**. — 64. **Stokes, A. C.** (1890): Proc. Amer. Phil. Soc. **28**. — (1888): J. Trenton Nat. Hist. Soc. **1**. — 65. **Svee, F.** (1897): Bull. Internat. Acad. Prague (Sci. math. nat.) **4**. — 66. **Tatem, J. G.** (1868): Transact. microsc. Soc. Lond. **16**. — 67. **Thienemann, A.** (1926): Die Binnengewässer Mitteleuropas. Stuttgart 1926. — 68. **Wagler, E.** (1923): Internat. Rev. d. Hydrobiol. **11**. — 69. **Wetzel, A.** (1925): Arch. Protistenkde **51**. — 70. **Winogradsky, S.** (1888): Bot. Zeitg **45**, 488.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Lund, Schweden,
und der Staatlichen Biologischen Anstalt auf Helgoland.)

WEITERE BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DES GEHIRNS UND DER SINNESORGANE DER POLYCHÄTEN (POLYGORDIUS, TOMOPTERIS, SCOLECOLEPIS).

Von

BERTIL HANSTRÖM.

Mit 27 Textabbildungen.

(Eingegangen am 15. September 1928.)

Da bisher nur eine ziemlich geringe Anzahl von Polychätenfamilien genügend detailliert in bezug auf die vergleichende Anatomie des Gehirns untersucht worden ist, fand ich es lohnend bei einem zweimonatigen Aufenthalt an der Staatlichen Biologischen Anstalt auf Helgoland im Sommer 1928 meine früheren Untersuchungen an Polychäten fortzusetzen, obgleich ich gerade in meiner vergleichenden Anatomie des Nervensystems (1928) auch die Polychäten zusammenfassend behandelt habe. Ich erhielt nämlich auf Helgoland Gelegenheit Repräsentanten einiger Polychätenfamilien zu untersuchen, deren Gehirne von den von mir vertretenen Gesichtspunkten aus nicht genügend detailliert untersucht worden waren. Es gilt dies für die Familien *Polygordiidae* unter den Archianneliden, von *Polygordius lacteus* repräsentiert, *Tomopteridae* und *Spionidae* unter den echten Polychäten, unter denen ich *Tomopteris catharina* (*helgolandica*), *Scolecoclepis squamata* und zum Vergleich auch *Nerine fuliginosa* untersucht habe.

Polygordius lacteus.

Alle früheren Untersucher des Gehirns von *Polygordius* (FRAIPONT 1887, HEMPELMANN 1906, SALENSKY 1907) unterscheiden in diesem Organ drei Ganglien („ganglion antérieur, moyen et postérieur“ von FRAIPONT; „Tentakel-, Scheitel- und Riechganglion“ von SALENSKY). Obgleich ich eine ganz andere Auffassung betreffs der Natur dieser „Ganglien“ als die erwähnten Autoren habe, behalte ich unten die Terminologie von SALENSKY bei.

Die Tentakeln von *Polygordius* werden bekanntlich vor dem Protoch angelegt und sind die einzigen Kopfanhänge dieser Gattung. Unter solchen Umständen wird ihre Innervation von besonderem Inter-

esse, da es zu entscheiden gilt, ob die Tentakeln von *Polygordius* mit den Palpen der Errantien (bzw. den mit ihnen homologen Bildungen der Sedentarien, also den Palpen der Hermelliden, den Kiemen der Serpuliden-Sabelliden, den Palpen oder Fühlern der Chlorhämiden) oder mit den Antennen der Errantien homolog sind. Die Tentakeln von *Polygordius* unterscheiden sich zwar von manchen Palpenbildungen der Errantien

dadurch, daß sie ganz solid sind und keine Ausläufer des Kopfcöloms enthalten, aber ihre Innervations- und Zentrenverhältnisse bestätigen meines Erachtens dennoch, daß wir es hier mit homologen Bildungen zu tun haben.

Die unbeweglichen und also auch Muskeln entbehrenden Tentakeln von *Polygordius* bestehen nur aus dem Epithel, dessen Zellen nach innen unmittelbar in den Tentakelnerven übergehen. Die Nervenfasern schließen zwischen sich nur eine sehr geringe Anzahl von Zellkernen ein, die wahrscheinlich neuroglöse Elemente darstellen. An der Basis der Tentakeln liegen die kegelförmigen Tentakelganglien, die in der Mitte des Kopfes durch den vorderen Teil der Leibeshöhle voneinander getrennt werden (Abb. 2) und weiter nach hinten den Vorderteil des unpaaren Scheitelganglions umfassen (Abb. 1). Die Tentakelganglien bestehen aus kleinen chromatinreichen Zellen, die nach

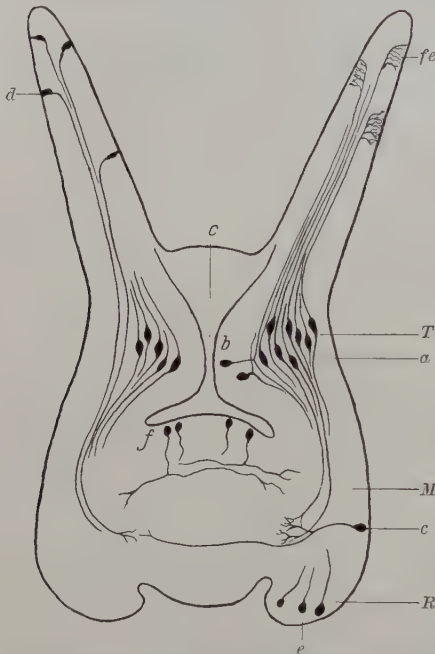


Abb. 1. Schema des Baues der Tentakeln und des Gehirns von *Polygordius* in Dorsalansicht. *C* Prä-cerebrale Höhle (Cölom) des Kopfes; *R* Riechganglion; *M* Scheitelganglion; *T* Tentakelganglion; *a* bipolare Sinneszellen mit freien Nervenendigungen (*fe*); *b* unipolare Sinneszellen mit freien Nervenendigungen; *c* Kommissurenzelle der Tentakelglomeruli; *d* primäre epitheliale Sinneszellen der Tentakeln; *e* Ganglienzellen des Riechganglions; *f* Ganglienzellen des vorderen Teils des Scheitelganglions.

FRAIPONT unipolar, nach SALENSKY uni- und bipolar sind. Wie diese beiden Autoren hervorheben, sind die länglich ovalen Kerne der Zellen immer in der Richtung der Längsachse den Tentakelnerven zugewendet. Nach SALENSKY bilden die bipolaren Zellen durch ihre distalen Ausläufer den Tentakelnerven, während die kürzeren proximalen ein peripheres Fibrillennetz des Tentakelganglions bilden sollten. Auf Grund des Baues der Tentakeln und ihrer Ganglien gelangt der letztgenannte Autor zu dem Schluß, daß die Tentakeln eine unmittelbare Fortsetzung der Tentakelganglien darstellen, daß ihre Epithelzellen als periphere Sinnes-

zellen und die Zellen der Tentakelganglien als Zentralorgane des Sinnesapparates anzusehen sind.

Schon beim ersten Betrachten der guten Abbildungen von FRAIPONT und SALENSKY fiel mir die besondere Gestalt der Tentakelganglienzellen auf und ich konnte nicht umhin zu argwöhnen, daß die früheren Autoren hier *Sinneszellen* für *Ganglienzellen* gehalten hätten. Meine ersten Präparate von *Polygordius lacteus* zeigten auch, daß dies wirklich der Fall war, und mittels der GOLGI-Methode gelang es mir schließlich, meine Auffassung vollständig zu bestätigen (Abb. 1). Die KOPSCHEsche Formalin-Dichromatmethode gab diesmal zwar keine besonders schönen Resultate, aber vorzüglich beim Studium von Horizontalschnitten, die die besten Übersichtsbilder geben, konnte ich sehen, daß die Tentakelganglien nur Haufen von bipolaren, in seltenen Fällen unipolaren Sinneszellen mit freien das Epithel der Tentakeln innervierenden Nervenendigungen darstellen und also nicht zum zentralen, sondern zum peripheren Nervensystem gerechnet werden müssen. Diese Tatsache führt zu einer ganz andern Auffassung des Baues des *Polygordius*-Gehirns, was unten ausführlicher auseinandergesetzt wird.

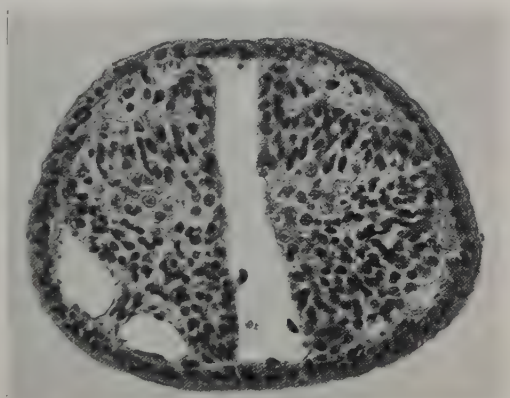


Abb. 2. Mikrophotographie eines Querschnittes durch die Basis der Tentakelganglien von *Polygordius*. Die Zellen sind beinahe alle bipolar; die Tentakelganglien enthalten kein Neuropilem. Die Ganglien beider Seiten werden durch eine tiefe dorsoventrale Cölomspalte, die Präcerebralhöhle, voneinander getrennt.

In Übereinstimmung mit der soeben erwähnten Auffassung steht die Tatsache, daß die Tentakelganglien kein wirkliches Neuropilem enthalten; die Faserbündel, die zwischen den Zellen vorkommen, sind nur Längsfasern, die durch die „Ganglien“ ziehen (Abb. 1, 2). Die peripheren Fortsätze der betreffenden Zellen treten in den Tentakelnerven ein und enden frei zwischen den Epithelzellen verästelt, wie SALENSKY es wahrscheinlich geahnt hat; die proximalen bilden aber nicht, wie er glaubte, ein peripheres Fibrillennetz der Tentakelganglien, sondern ziehen nach hinten und enden in einem kleinen Gebiet des Scheitelganglions, das sich schon bei gewöhnlichen Färbungen durch intensive Farbespeicherung als glomeruliartig gebaut bekundet (P, Abb. 3). Die Glomeruligebiete beider Seiten werden durch eine auf gut gelungenen gewöhnlichen Präparaten sehr leicht zu beobachtende Kommissur verbunden, die im

hinteren oberen Teil des Scheitelganglions in demjenigen Gebiet liegt, wo das Neuropilem nackt ohne Ganglienzellenschicht nur durch das dünne Hüllgewebe des Gehirns von dem Cölom getrennt wird. Die Kommissurenzellen habe ich zwar nicht vollständig tingiert erhalten, kann aber nicht bezweifeln, daß sie in der Nähe der Glomerulimasse liegen, mit Dendriten mit derselben kommunizieren und die Neuriten durch die Kommissur senden, wo sie auf der andern Seite mit Telodendrien enden (Abb. 1).

Die beschriebenen Neurone sind nicht die einzigen, die mit den Tentakelnerven verbunden sind. In Übereinstimmung mit SALENSKY'S Angaben

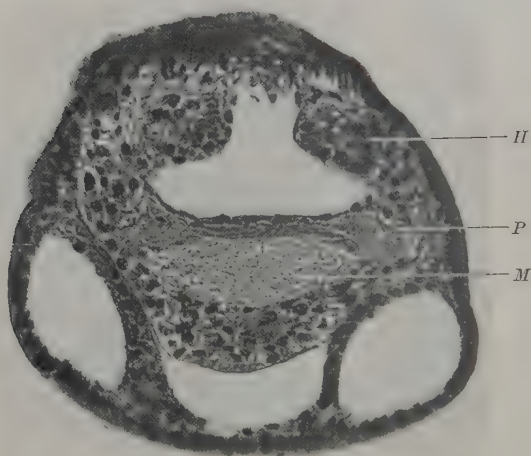


Abb. 3. Mikrophotographie eines Querschnitts durch das Scheitelganglion von *Polygordius*. II Riechganglion; M Scheitelganglion; P Tentakelglomeruli. Die Tentakelglomeruli beider Seiten werden durch eine kräftige, dunkel gefärbte Kommissur verbunden.

stehen einige von mir mit der GOLGI-Methode entdeckte Bilder von primären Sinneszellen, die im Epithel der Tentakeln gelegen sind. Unregelmäßig zylindrische Zellen des Epithels senden nämlich basale Fortsätze in den Tentakelnerven hinein, wonach sie die Tentakelganglien durchziehen und zusammen mit den Neuriten der Tentakelganglienzellen in der beschriebenen lateralen Glomeruligruppe des Scheitelganglions enden (Abb. 1).

Das Scheitelganglion (Abb. 1, 3) ist ein unpaares, nach vorn rundes, nach hinten dorsoventral abgeplattetes Ganglion, das im Gegensatz zu den Tentakelganglien im Zentrum eine mächtige Neuropilemmasse enthält. Die Hauptmasse der Ganglienzellen liegt vorn; die hintere Oberfläche des Neuropilems wird von keinen Ganglienzellen bedeckt. Lateralwärts hängt das Scheitelganglion intim mit dem Epithel zusammen. Die Zellen des Scheitelganglions sind im Gegensatz zu denen der Tentakelganglien wirkliche Ganglienzellen, mit runden nicht länglich ovalen Kernen. Ihre Größe und ihr Chromatingehalt ist überall ungefähr gleichförmig; es gibt wenigstens keine Zellengruppen, die als Globuli der Corpora pedunculata in Anspruch genommen werden können. Das Neuropilem ist auch von einförmigem Bau; außer den früher erwähnten lateralen Glomerulimassen, die mit den Tentakelnerven in Verbindung stehen, gibt es nur gewöhnliches Neuropilem.

Die Ganglienzellen des Scheitelganglions werden von FRAIPONT als hauptsächlich unipolar, von SALENSKY als bi- oder multipolar angegeben. Diesmal möchte ich FRAIPONT recht geben, denn diejenigen Neuronentypen, die ich auf GOLGI-Präparaten beobachten konnte (Abb. 1), waren sämtlich unipolar. Über ihren Verlauf habe ich nur mangelhafte Kenntnis erhalten; jedoch gibt es in der Nähe der Schlundkonnektive Zellen, die ihre Neuriten in diese senden. Auch gibt es Verbindungen zwischen den Schlundkonnektiven und den Glomeruli der Tentakeln.

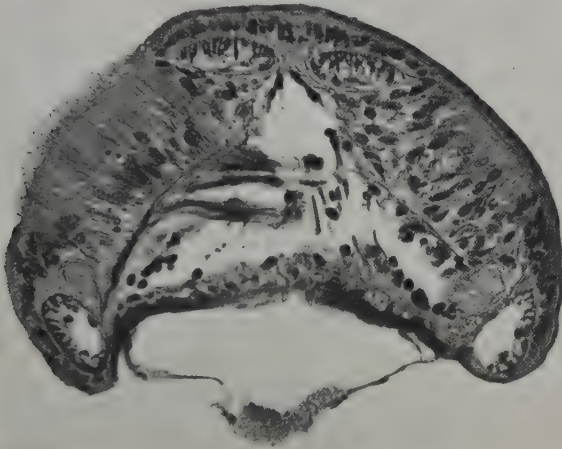


Abb. 4. Mikrophotographie eines Querschnittes durch die Nuchalorgane von *Polygordius* in der Gegend der Schlundkonnektive. Nach links sind die Flimmerzellen des Nuchalorgans getroffen; nach rechts sieht man die bipolaren Körper der Sinneszellen. Unter den Nuchalorganen die Schlundkonnektive im Querschnitt.

Die Riechganglien schließlich gehen von den oberen seitlichen Teilen der Scheitelganglien aus und treten nach hinten als selbständige Gehirnlappen hervor (Abb. 3). Wie die Tentakelganglien enthalten die Riechganglien kaum wirkliches Neuropilem. Sie sind nur als nach hinten ausgestülpte Teile der Ganglienzellschicht des Gehirns anzusehen (e, Abb. 1), die unmittelbar mit den Sinneszellenhaufen des Nuchalorgans (des „Nackenorgans“ oder der „Riechgrube“) zusammenhängen (Abb. 4). Schon von RETZIUS (1895) wurden die Sinneszellen des Nuchalorgans bei *Nereis* als primäre Sinneszellen beschrieben; solche sind auch von mir bei *Polygordius* gefunden. Es scheint mir doch nicht ausgeschlossen, daß in dieser Gegend auch Neurone mit freien Nervenendigungen vorhanden sind. Die zentripetalen Fasern der Nuchalsinneszellen gehen durch die Ganglienzellschicht der Riechganglien und treten ins Neuropilem des Scheitelhirns hinein, wo ich aber ihre Endigungen nicht mit Sicherheit

feststellen konnte. Wahrscheinlich befinden sie sich in den lateralen, oberen Gebieten des Scheitelganglions.

Nach dieser revidierten Darstellung des Gehirnbau von *Polygordius* kann eine Dreiteilung desselben in Übereinstimmung mit RACOVITZAS (1896) Gliederung des Polychätengehirns nicht länger aufrecht erhalten werden. Die Zusammensetzung des *Polygordius*-Gehirns aus „drei Ganglienpaaren“ hat jedoch SALENSKY so sehr imponiert, daß er schreibt, daß er aus der Literatur und aus eigener Erfahrung keine anderen Anneliden kenne, welchen in dieser Beziehung der Vorzug vor *Polygordius* gegeben werden könnte. Die Tentakelganglien der letztgenannten Gattung sind indessen gar keine Gehirnteile, sondern enthalten nur die zu den Tentakeln gehörenden Neurone mit freien Nervenendigungen, deren Kerne bei anderen Polychäten zerstreut in der Peripherie dicht unter dem Epithel liegen, bei *Polygordius* aber zentralwärts gerückt sind und sich zu einer kompakten Gruppe an der Basis der Tentakeln gesammelt haben (Abb. 1, 2). Die Innervation der Tentakeln von einer lateralen Glomerulimasse und das Vorhandensein einer deutlichen Kommissur zwischen den beiden Glomeruli macht es aber meines Erachtens notwendig, die *Tentakelglomeruli von Polygordius mit den Palpenglomeruli der Nereiden und Aphroditiden, die Tentakelkommissur der vorigen Art mit der Palpenkommissur der letzteren und die Tentakeln von Polygordius mit den Palpen der echten Polychäten zu homologisieren*. Für die Antennen der letzteren Tiere sind nämlich niemals besondere, gut abgegrenzte Zentren gefunden, die durch eine kräftige Kommissur (bei *Polygordius* die kräftigste Kommissur des Gehirns [Abb. 3]) verbunden werden. Das, was in der Innerationsweise der Tentakeln (oder wie wir sie von nun an nennen können, der Palpen) von *Polygordius* eigenartig ist, ist der Umstand, daß die Zellkörper der Neurone mit freien Nervenendigungen zentralwärts gerückt sind und sich zu einer einzigen Gruppe in der Nähe des Gehirns gesammelt haben. Diese Erscheinung, die eben die früheren Autoren veranlaßte, eine Gruppe von Sinneszellen mit Ganglienzellen zu verwechseln, ist bei den echten Polychäten doch gar nicht beisspiellos. Die primären Sinneszellen der Nuchalorgane der Nereiden, Ampharetiden und Amphicteniden liegen im Hinterteil des Gehirns selbst, und bei den Aphroditiden und anderen Familien treten Nervenfasern direkt vom Gehirn nach dem angrenzenden Epithel, weshalb ihre Zellkörper im Gehirnselbst liegen müssen. Die größte Ähnlichkeit zeigen jedoch gewissermaßen die Glyceriden, indem gerade die Neurone mit freien Nervenendigungen, die bei *Glycera* in dem kegelförmig zugespitzten Kopflappen liegen (Abb. 5), zu kompakten Gruppen zusammengetreten sind, die ihre peripheren Fasern bündelweise ins Epithel senden (HANSTRÖM 1927). Diese eigenartigen Sinneszellengruppen stehen mit einem groben Nervenstrang in Verbindung, der im ventrolateralen Teile des Gehirns wurzelt, wo die Palpenerven anderer Erran-

tien ins Gehirn treten. Nach meiner 1927 gegebenen Deutung sollten die Glyceriden keine eigentlichen Palpen besitzen, aber die Sinneszellen derselben sollten in den genannten Sinneszellenhaufen des Kopflappens wiederkehren. Ein Vergleich mit *Polygordius* macht diese Theorie noch wahrscheinlicher. Wie ich nämlich 1927 hervorhob, wird der Kopflappen von *Glycera* durch eine tiefe dorsoventrale Cölomspalte (Abb. 5), die nach hinten bis zum Gehirn reicht, in zwei symmetrische Hälften geteilt, die jede eine Reihe von Sinneszellengruppen enthält. Die beiden, den er-



Abb. 5. Querschnitt durch den Kopflappen von *Glycera dibranchiata* in der Gegend eines der 14 Haufen von Sinneszellen mit freien Nervenendigungen. *S* Sinneszellenhaufen, die nach innen in den Nervenstrang des Kopflappens übergehen; *C* dorsoventrale Cölomspalte, die den Kopflappen in zwei symmetrische Hälften teilt (vgl. Abb. 2!). Über und unter der Cölomspalte quer laufende Muskeln. Mikrophotographie.

wähnten Sinneszellenhaufen von *Glycera* entsprechenden Tentakelganglien von *Polygordius* liegen auch im Kopflappen und werden durch eine oben und unten geschlossene Cölomspalte (die Präcerebralhöhle HEMPELMANNs) voneinander getrennt (Abb. 1, 2). Ein Querschnitt durch die Region der Tentakelganglien von *Polygordius* gleicht demnach sehr einem Querschnitt durch den Kopflappen von *Glycera* (vgl. Abb. 2 und 5!). Wenn die Spitze des Kopflappens der ersterwähnten Gattung verlängert und die Palpen gleichzeitig reduziert würden, hätten wir einen Kopflappen von ungefähr derselben Gestalt wie der bei *Glycera* vorkommenden vor uns.

Die Tentakelganglien von *Polygordius* repräsentieren also keinen Gehirnteil sondern einen Teil des peripheren Nervensystems der Tentakeln, und das *Polygordius*-Gehirn kann folglich nicht als dreiteilig aufgefaßt werden. Eine rationelle, von den anatomischen Verhältnissen einigermaßen gut gestützte Dreiteilung des Polychätengehirns kommt übrigens nur selten, wie z. B. bei den Aphroditiden vor. Bei dieser Familie hat BERNERT (1926) die Bezeichnungen Vorder-, Mittel- und Hinterhirn für die drei Gehirnteile verwendet. Vom Vorderhirn werden die Palpen, vom Mittelhirn die Antennen und Augen und vom Hinterhirn das Nuchalorgan innerviert. Wenn dann das *Polygordius*-Gehirn mit dem der Aphroditiden verglichen wird, geht aus der obenstehenden Beschreibung des ersterwähnten Organs hervor, daß die drei „Ganglien“ desselben nicht mit den drei Abteilungen von *Hermodice* homolog sind. Die Tentakelganglien von *Polygordius* haben kein Homologon im Aphroditidengehirn, denn sie gehören zum peripheren Nervensystem. Das Scheitelganglion von *Polygordius* dagegen umfaßt sowohl das Vorder- wie das Mittelhirn von *Hermodice*, denn im Vorderhirn der letztgenannten Gattung enden die Sinneszellenfasern der Palpen und im Mittelhirn liegt die Palpenkommissur, während die Sinneszellenfasern der Tentakeln von *Polygordius* im einheitlichen Scheitelganglion enden und dieses Ganglion auch die Palpenkommissur (d. i. die Tentakelkommissur) enthält. Das Riechganglion von *Polygordius* entspricht dagegen deutlich dem Hinterhirn von *Hermodice*. Anstatt Beweise für eine ursprüngliche Dreigliedrigkeit des Polychätengehirns zu liefern, spricht der Bau des Gehirns von *Polygordius* entschieden gegen eine solche.

Die oben erwähnte Auffassung vom Gehirn von *Polygordius* wird auch bei einem Vergleich mit anderen Archianneliden, nämlich mit *Protodrilus* und *Saccocirrus* bestätigt. SALENSKY gibt mir selbst durch seine guten und ausführlichen Beschreibungen Waffen in die Hände, wenn ich jetzt seine Deutung der verschiedenen „Ganglien“ des *Polygordius*-Gehirns revidiere. Bei *Saccocirrus* und *Protodrilus* kommt nämlich nach SALENSKY kein Tentakelganglion vor, aber statt dessen grenzt der Tentakelnerv nicht wie bei *Polygordius* unmittelbar an das Epithel, sondern wird von einer Schicht von „Ganglienzellen“ umgeben. Ich glaube es ist nicht zu kühn anzunehmen, 1. daß die letztgenannten „Ganglienzellen“ periphere Sinneszellen sind, und 2. daß diese Sinneszellen, die scheinbar bei *Polygordius* fehlen, statt dessen in den Tentakelganglien dieser Gattung vorhanden sind. Dadurch werden die großen Verschiedenheiten zwischen den Gehirnen von *Polygordius* einerseits, *Saccocirrus* und *Protodrilus* andererseits, erklärt, die SALENSKY zu finden glaubte, wenn er bei den letztgenannten Gattungen nur ein Scheitel- und ein Riechganglion fand.

SALENSKY wollte die Tentakeln von *Polygordius* nicht mit den von *Protodrilus* und *Saccocirrus* homologisieren, da die letztgenannten Mus-

keln, Blutgefäße und Cölom enthalten, welche Bildungen bei *Polygordius* fehlen. Da die Innervation der Tentakeln von *Polygordius* dagegen zeigt, daß diese Organe mit den Palpen der Errantien homolog sind, gibt es keinen Grund ihre Homologie mit den Tentakeln von *Saccocirrus* und *Protodrilus* zu bezweifeln. Die Palpen der Aphroditiden sind übrigens auch solid, werden aber wie die Kopfanhänge von *Polygordius* von Palpenglomeruli innerviert, die durch eine Kommissur verbunden werden. Die Innervation der Kopfanhänge von *Nerilla* ist von GOODRICH (1912) leider nicht beschrieben, weshalb diese Gattung, die sich durch den Besitz von drei Antennen und zwei Palpen auszeichnet, nicht zum Vergleich herangezogen werden kann.

Auf Grund der Lageverhältnisse des Tentakel- bzw. Palpencöloms und der doppelten Schlundkonnektivwurzeln ist JOHANSSON (1927) geneigt, die Tentakeln von *Saccocirrus* (vgl. PIERANTONI 1908 und STORCH 1913!) mit den Kiemen der Serpuliden, den Palpen der Hermelliden und den Fühlern der Chlorhämiden gleichzustellen. Die Homologisierung JOHANSSONS ist aber hypothetisch, weil die genannten Organe der Sabelliformia und Hermelliformia außer durch den eigentlichen Palpenerven auch durch einen den Schlundkonnektiven entspringenden Nebennerven innerviert werden. Solche Nebennerven kommen übrigens auch nach BERNERT (1926) in den Palpen von *Hermione* vor, obgleich diese Palpen wie bei *Polygordius* solid sind. Bei den oben diskutierten Archanneliden findet man aber keinen von den Schlundkonnektiven entspringenden Nebennerven der Palpen (Tentakeln) und ebensowenig habe ich einen solchen Nerven bei *Podarke obscura* unter den Hesioniden finden können. Wie ich in meiner vergleichenden Anatomie hervorgehoben habe, ist die Homologisierung zwischen den Palpen (Tentakeln) der Polygordiiden und Saccocirriden, den Palpen der Hesioniden, Aphroditiden, Nereiden und Hermelliden (Stirnfühler), den Fühlern der Chlorhämiden und den Kiemen der Sabelliden und Serpuliden insofern keine unbedingte, als man untersuchen muß, ob ein Segmentalnerv eines vordersten cephalisierten Bauchganglions sich nicht sekundär mit dem ursprünglichen Palpenerven bei denjenigen Polychäten assoziiert habe (Aphroditiden, Hermelliden, Chlorhämiden, Serpuliden), wo man einen den Schlundkonnektiven entspringenden Nebennerven der Palpen gefunden hat. Die Innervation der Palpen der Polygordiiden und Saccocirriden spricht dafür, daß dieser Nebennerv ein sekundärer Erwerb der echten Polychäten ist, der übrigens nicht bei allen Familien vorkommen dürfte.

Tomopteris catharina.

Die Innervation der Kopfanhänge von *Tomopteris catharina* (*helgolandica*) und *T. elegans* sind von MEYER (1926, 1927) so genau und ausführlich beschrieben, daß ich nicht hoffte, auf diesem Gebiet neue Bei-

träge geben zu können. Auch das Bauchmark und die Segmentalnerven wurden von diesem Autor (1927) behandelt; was dagegen fehlte und für mich die Veranlassung bildete, *Tomopteris* von neuem zu untersuchen, war eine Beschreibung des feineren Baues des Gehirns. HACHFELD (1926) hat zwar einige Angaben über diesen Gegenstand geliefert; diese sind aber ziemlich summarisch gehalten und wurden nicht zum Vergleich mit anderen Polychäten verwendet.

Die Kopfanhänge von *Tomopteris* (Abb. 6) sind von vorn nach hinten: 1. die *Kopffühler*, deren Vorderrand aus Sinneszellen besteht und die eine dorsale und eine ventrale Reihe von Plasmaborsten tragen; 2. die *kleinen Borstencirren*, die eine kleinere Borste enthalten; 3. die *großen Fühlercirren*, die mit einem vorderen Sinnesepithel versehen sind, das im Bau

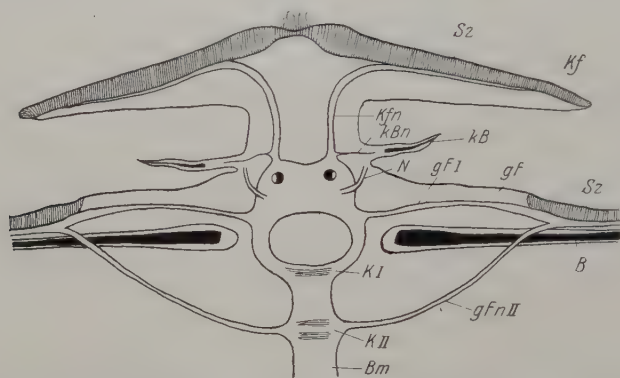


Abb. 6. Schema der vorderen Körperanhänge von *Tomopteris* und ihre Innervation. *Sz* Sinnesepithel; *Kf* die Kopffühler; *Kfn* ihr Nerv; *kB* die kleinen Borstencirren; *kBn* ihr Nerv; *gF* die großen Fühlercirren; *gFI* und *gFII* ihre Nerven; *N* Nerv des Nuchalorgans; *B* Borste; *KI* erstes postorales Kommissurensystem; *KII* zweites postorales Kommissurensystem; *Bm* Bauchmark.

mit den Kopffühlern übereinstimmt und hinter demselben eine einzige gewaltige Acicularborste trägt, die mit Hilfe starker Muskeln einen an die pelagische Lebensweise angepaßten statischen Apparat bildet (Abb. 6, 7).

Die beiden ersten Paare von Kopfanhängen werden von einer gemeinsamen Wurzel innerviert, deren Zentren im vorderen ventralen Teil des Gehirns liegt (Abb. 6), während das dritte Paar zwei starke Nerven empfängt. Einer von diesen entspringt dem Schlundkonnektiv seitwärts von und dicht bei dem Gehirn (Abb. 7), der andere dagegen dem ersten durch eine Verdickung des Bauchkonnektivs ausgezeichneten postoralen Ganglion. Die beiden Nerven vereinigen sich indessen in der Basalregion des Fühlercirrus.

Übrige vom Gehirn innervierte Sinnesorgane sind dorsal ein Paar Augen, die mit Linsen und reichlichem Pigment versehen sind und in der

dorsalen Ganglienzellenschicht liegen, und ferner ein Paar sich weit nach vorn erstreckender, auch dorsal gelegener Nuchalorgane.

Aus dem Bau und der Entwicklung der Kopfanhänge zieht MEYER den Schluß, daß die Kopffühler und die kleinen Borstencirren zusammen einem modifizierten gewöhnlichen Rumpfpapapod entsprechen, während die großen Fühlercirren einen zweiten, teilweise cephalisierten Rumpfpapapod repräsentieren; episphärische den Tentakeln (Palpen) von *Polygordius* entsprechende Kopfanhänge sollten dagegen bei *Tomopteris* fehlen, was von MEYER ganz bestimmt als ein sekundäres Verhältnis bezeichnet wird.

Daß die großen Fühlercirren einem teilweise cephalisierten somatischen Ganglion angehören, ist nach ihrem Bau und der Innervierung un-

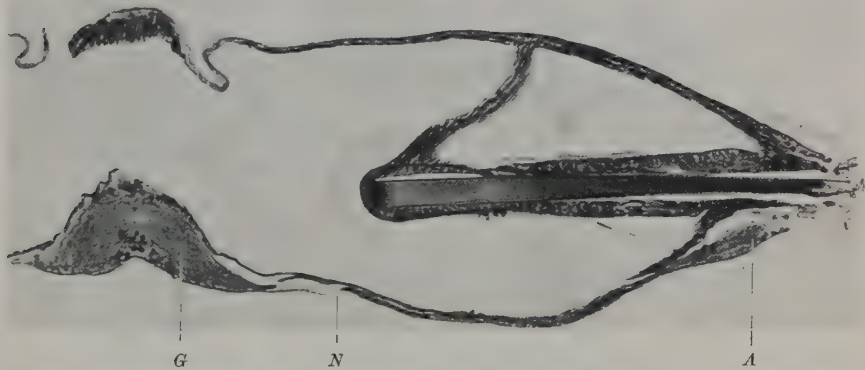


Abb. 7. Mikrophotographie eines Querschnittes durch den Vorderkörper und die Acicularborste von *Tomopteris catharina*. G Hinterteil des Gehirns; N Nerv nach dem großen Fühlercirrus; A ganglienartige Anschwellung desselben („Parapodialganglion“).

zweifelhaft; dagegen könnte man vielleicht bezweifeln, daß auch die Kopffühler und kleinen Borstencirren einem cephalisierten Bauchganglion angehören sollten. Die Kopffühler nehmen nämlich denselben Platz am Kopfe wie die Palpen anderer Errantien ein, und ihr Nerv hat denselben Ausgangspunkt. In der Absicht, mir eine Vorstellung in dieser Frage zu bilden und auch um zu untersuchen, ob die pelagische Lebensweise den Bau des Gehirns in irgendeiner Weise beeinflußt habe, machte ich auf Helgoland mehrere Schnittserien von dem Vorderende des Körpers von *Tomopteris catharina*. Leider konnte ich nicht genügend Material von dieser Art erhalten, um spezifische Nervenfärbungsmethoden mit Erfolg verwenden zu können.

Betreffs der Innervation der Kopfanhänge konnte ich nur die genauen Angaben MEYERS bestätigen. Den getrennten Ursprung der beiden Nerven der großen Fühlercirren aus dem Bauchmark bzw. Schlundkonnektiv glaubt MEYER dadurch erklären zu können, daß das Ganglion

des entsprechenden Segmentes eine Aufteilung in eine sensible und eine motorische Portion erfuhr, von welchen erstere am Schlundkonnektiv hinaufrückte, während letztere in der postoralen Lage verharrete. Da Ganglienzellen längs des ganzen Bauchmarks und auch an den Schlundkonnektiven vorkommen, sind die Grenzen zwischen den verschiedenen Ganglien undeutlich; ich kann auch keine bessere Erklärung als MEYER geben. Eine Aufteilung von ursprünglich einheitlichen Segmentalnerven kommt übrigens auch bei anderen Polychäten und Oligochäten vor.

Auch die MEYERSche Theorie über die Natur der Kopffühler und kleinen Borstencirren gelang es mir nicht zu bestreiten. Wenn diese Organe (oder die Kopffühler allein) mit den Palpen der Errantien homolog wären, würde

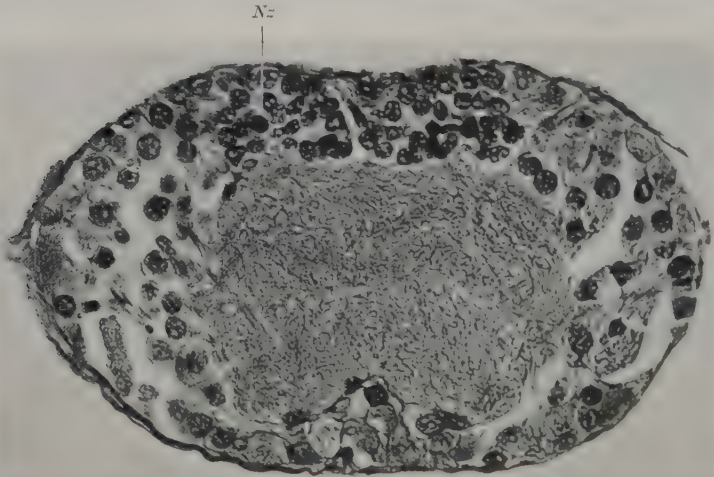


Abb. 8. Mikrophotographie eines Horizontalschnittes durch das Gehirn von *Tomopteris*. Nz kleine chromatinreiche Ganglienzellen der Nuchalzentren.

man wahrscheinlich im Gehirn von *Tomopteris* Palpenglomeruli oder wenigstens eine deutliche Palpenkommissur gefunden haben. Ich konnte aber gar keine solchen Organe entdecken, trotzdem die Fixierungen in BOUIN, Pikrinosmium-Essigsäure (nach VOM RATH) und ZENKER gut gelungen waren; das Neuropilem des Gehirns von *Tomopteris* ist nämlich sehr einförmig gebaut (Abb. 8). Wenn die genannten Kopfanhänge statt dessen dem ersten somatischen Ganglion angehören und also sekundär cephalisiert wären, würde man die Kommissur des letztgenannten Ganglions in einer postoralen Lage finden. Diese Frage ist von MEYER nicht untersucht worden, weshalb ich meine Präparate besonders genau in dieser Hinsicht prüfte. Dabei fand ich, daß vor der Stelle, wo die zwei Kommissuren des Ganglions der großen Fühlercirren liegen (*K II*, Abb. 6), gerade bei dem postoralen Vereinigungspunkt der beiden Schlundkonnektive eine Kommissur derselben vorkommt, die sehr wohl

die Kommissur des cephalisierten ersten Bauchganglions darstellen kann (K I). In dieser Gegend gibt es zwar keine Anschwellung des Bauchmarks, die den Platz anderer Bauchganglien auszeichnet, aber dies ist ja ganz natürlich, da das erwähnte Ganglion mit Ausnahme der Kommissur vollständig präoral liegt; sogar ein Nerv des zweiten Bauchganglions geht ja nach MEYER von den Seiten des Mundes aus. Da ich indessen keine spezifischen Nervenfärbungen bei *Tomopteris* vornahm, sind die oben beschriebenen Zentren- und Kommissurenverhältnisse nicht als völlig gesichert zu betrachten; sie streiten aber jedenfalls nicht gegen die MEYERschen Ansichten über die Natur der Kopfanhänge. Ferner gehören nach meinen Ansichten (1928b) die stomatogastrischen Nerven zum ersten somatischen Ganglion. Bei *Tomopteris* gehen in Übereinstimmung damit

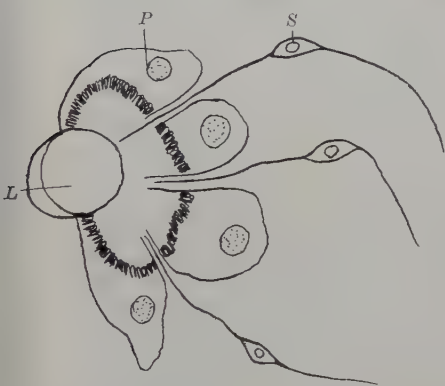


Abb. 9.

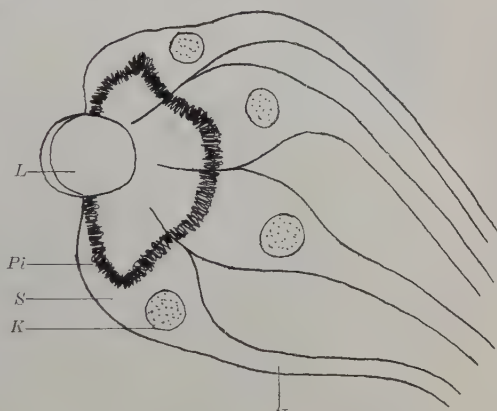


Abb. 10.

Abb. 9. Schema des Baues des Auges von *Tomopteris* nach HACHFELD. L Linse; P „Pigmentzellen“; S Sehzellen („Ganglienzellen“). Abb. 10. Schema über den Bau des Auges von *Tomopteris* nach HANSTRÖM. L Linse; Pi Pigment; S Sehzelle; K Kern; N Sehzellenneurit.

die Nerven der vorderen Rüsselscheide vom hinteren ventralen Teile des Gehirns aus (HACHFELD 1926). Außerdem existiert im stomatogastrischen System ein Rüsselganglion, das sich plexusartig über die vorderen seitlichen Partien der Rüsselscheide ausbreitet.

Im Zusammenhang mit dem oftmaligen Vorkommen von hochentwickelten Sehorganen bei pelagischen Tieren ist ihr Gehirn oft hochdifferenziert. In dieser Hinsicht bildet *Tomopteris catharina* gewissermaßen eine Ausnahme. Die Augen stehen zwar beim Vergleich mit den meisten anderen Polychäten auf einer hohen Entwicklungsstufe; sie liegen jedoch bei *Tomopteris catharina* wie bei den meisten Sedentarien im Gehirn selbst, besitzen aber trotzdem eine kugelförmige Linse, die in einen Pigmentbecher hineinragt (Abb. 9—12). NÄNNI (1911) und HACHFELD (1926) haben ganz verschiedene Angaben über den Bau der Augen bei *Tomopteris kefersteini* und *T. catharina* gegeben. Nach

HACHFELD gibt es im Auge außer den zwei die kugelige Linse erzeugenden Zellen zwei Zellenarten, die beide an der Bildung des „Pigmentbechers“ teilnehmen (Abb. 9). Die größeren von diesen Zellen (*P*, Abb. 9) enthalten distal Pigment und proximal einen großen runden Kern innerhalb eines dichten faserigen Plasmas, das dem Plasma der Ganglienzellen ähnlich ist und „gelegentlich auch Ausläufer in das umliegende nervöse Gewebe vortreibt“. Ob diese Zellen nur mit der Pigmentproduktion betraut sind oder gleichzeitig als nervöse Endorgane funktionieren, konnte von HACHFELD nicht entschieden werden. Jedenfalls bezeichnet er als „un-

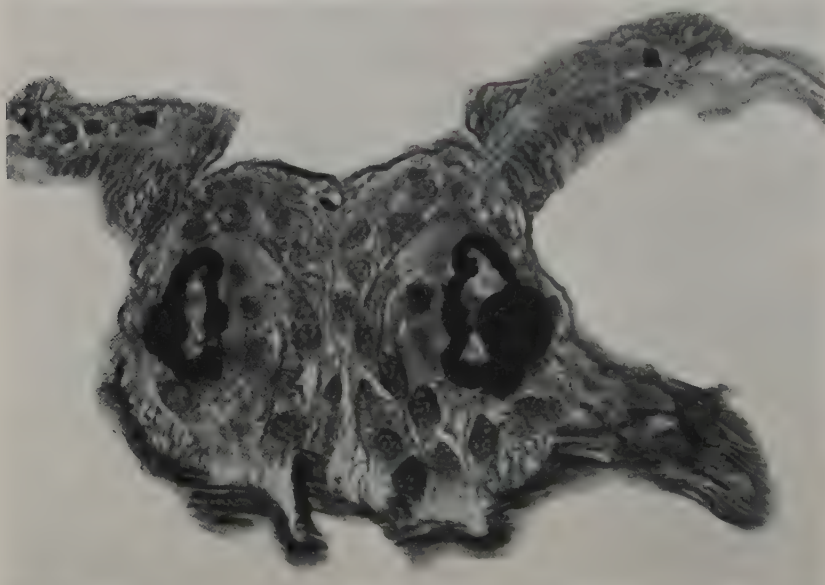


Abb. 11. Mikrophotographie eines Querschnitts durch den Vorderteil der Augen von *Tomopterus*. Nach oben die Nuchalorgane. Zwischen den pigmentierten Teilen der Augen die Körper und Kerne der Sehzellen.

bedingte“ Retinazellen eine Art von „Ganglienzellen“, die Ausläufer zwischen je zwei Pigmentbecherchen ins Innere des Auges senden sollten (*S*, Abb. 9).

Ich kann weder die Beschreibung von NÄNNI, noch die von HACHFELD bestätigen. Die letztgenannten „Ganglienzellen“ konnte ich nicht wiederfinden, möchte aber die Pigmentzellen HACHFELDS als unzweifelhafte Retinazellen bezeichnen, die, wie dieser Autor zuweilen beobachtet hat, Ausläufer ins Neuropilem senden. Die Sehzellen (*S*, Abb. 10) enthalten hier also selbst Pigment (*Pi*) in einer nahe dem peripheren Ende gelegenen Zone, während die innerhalb des „Pigmentbechers“ gelegene Endzone (Abb. 10—12) der lichtempfindlichen Partie, also dem Stäbchen,

entsprechen muß. Das *Tomopteris*-Auge hat also nichts mit den Pigmentbecherocellen HESSES (1899) zu tun, in denen pigmentfreie Sehzellen ihre lichtempfindlichen äußeren Partien in einem von besonderen Pigmentzellen gebildeten Becher verstecken (Abb. 27); die Retinazellen von *Tomopteris* sind statt dessen gleichzeitig selbst Pigmentzellen und erinnern in dieser Hinsicht an das Alciopidenauge (HESSE 1899, DEMOLL 1909), mit dem das Auge der Tomopteriden auch in anderen Merkmalen

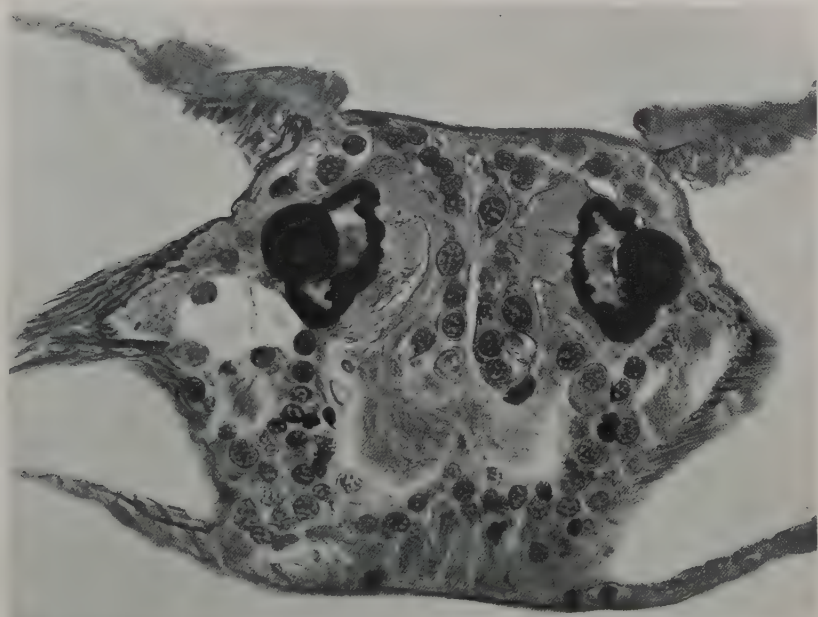


Abb. 12. Mikrophotographie eines Querschnittes durch den mittleren Teil der Augen von *Tomopteris* (gleichzeitig Querschnitt durch den Vorderteil des Gehirns). Nach oben die Basis der Nuchalorgane; zwischen den pigmentierten Teilen der Augen die großen Kerne der Sehzellen. Nach links sieht man einen Neurit einer Sehzelle, der vom dorsalen Teil des Auges bis zum Neuropilem des Sehzentrums verfolgt werden kann. Dorsal und ventral Ganglienzellen des Gehirns von verschiedener Größe.

übereinstimmt. Der Glaskörper des Alciopidenauges kommt aber bei *Tomopteris* nicht vor.

Das Plasma der zwischen den Ganglienzellen der vorderen dorsalen Gehirnpartie gelegenen Sehzellenkörper ist wie bei den meisten Sehzellen der Wirbellosen fein längsfaserig; die Kerne sind bedeutend größer als die der Ganglienzellen (Abb. 11, 12). Die Körper der Sehzellen bilden nur distal mit ihren stäbchen- und pigmenttragenden Partien eine regelmäßig gebaute Retina; basalwärts sind die langgestreckten Zellen unregelmäßig gekrümmt, weshalb es unmöglich ist, sie in einem Schnitt auf einmal zu treffen. Dies beruht auch zum Teil darauf, daß die eben-

falls faserigen dicken Neuriten der Sehzellen alle einer doch nicht scharf vom hinteren Neuropilem abgegrenzten ventralen Neuropilemmasse zustreben, die das Sehzentrum bildet (Abb. 12, 13). Eine Anzahl der an die Neuropilemmasse grenzenden Ganglienzellen sind etwas kleiner und chromatinreicher als die gewöhnlichen Ganglienzellen, weshalb hier eine gewisse Differenzierung des Sehzentrums zustande gekommen ist, die ein wenig an den Bau des Sehzentrums des Alciopidenauges erinnert (DEMOLL 1909). Im Besitz eines charakteristisch ausgebildeten Seh-

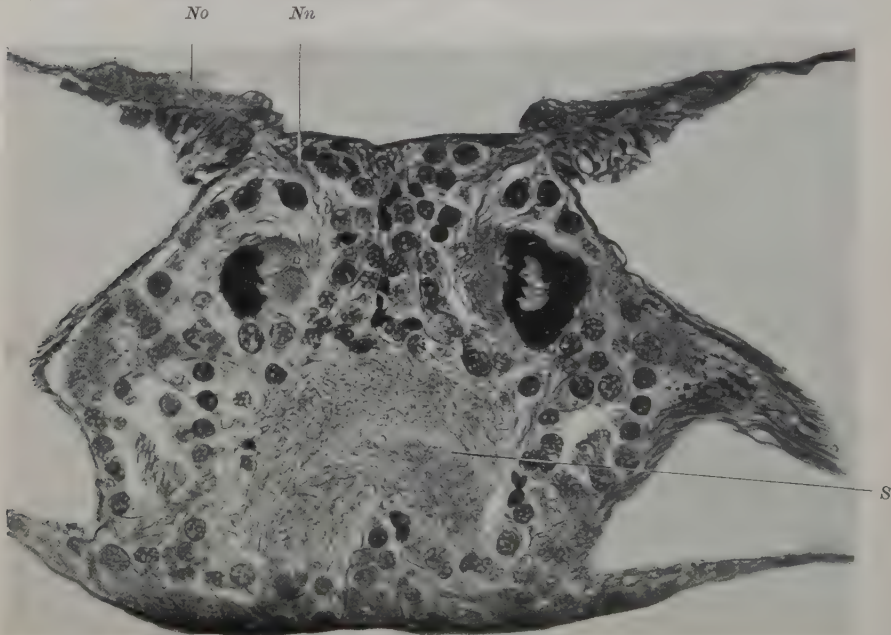


Abb. 13. Mikrophotographie eines Querschnittes durch den hinteren Teil des Auges von *Tomopteris* (Querschnitt durch den Vorderteil des Gehirns). No Basis des Nuchalorgans; Nn Nuchalnerv; S Neuropilem des Sehzentrums; in seiner Nähe einzelne kleine chromatinreiche Ganglienzellen. Lateral und ventral gewöhnliche Ganglienzellen.

zentrums stimmen die Tomopteriden außer mit den Alciopiden auch mit den Phyllodociden überein, die ebenfalls eine anatomisch selbständige Sehmasse haben (PRUVOT 1885).

Im Zentralnervensystem von *Tomopteris* fand HACHFELD zwei Typen von Ganglienzellen, große Zellen mit viel Plasma und kleine Zellen mit wenig Plasma und dunkler färbbare Kerne. Die letztgenannten kommen zerstreut im Gehirn, aber nicht im Bauchmark vor. Einige liegen, wie oben hervorgehoben wurde, in der Nähe der Sehzellenenden; eine größere Gruppe liegt hinter den Sehzentren, also im dorsalen hinteren Teil des Gehirns (Abb. 8, 14). Dort bilden sie zwei deutliche runde Gruppen, die von HACHFELD nicht beschrieben wurden; jede Gruppe umgibt einen

dorsalen Vorsprung des Neuropilems (Abb. 14) und die beiden Neuropilempartien werden durch eine Kommissur vereinigt. Diese Zellengruppen erinnern in manchen Hinsichten an die Corpora pedunculata anderer Polychäten und sind auch gerade die einzigen Bildungen im Gehirn von *Tomopteris catharina*, die wegen ihres Baues mit diesen Organen homologisiert werden könnten. Dies gelingt aber trotzdem nicht, weil die erwähnten Zellengruppen *hinter* den Augen und den Sehzentren liegen und außerdem mit dem Nuchalnerv in Verbindung stehen. Die Nuchal-

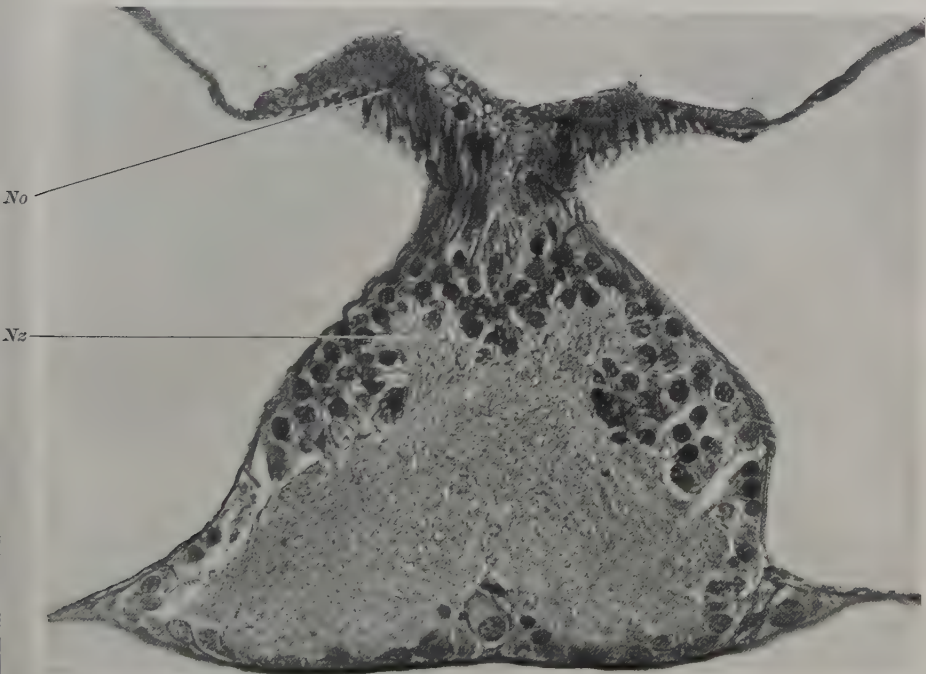


Abb. 14. Mikrophotographie eines Querschnittes durch den mittleren Teil des Gehirns von *Tomopteris*. No Nuchalorgan; Nz Nuchalzentren, von kleinen chromatinreichen Ganglienzellen umgeben. Lateral und ventral gewöhnliche plasmatische Ganglienzellen.

organe (Abb. 11—14) erstrecken sich zwar bei *Tomopteris* weit nach vorn auf den Kopflappen, werden aber wie gewöhnlich vom Hinterteil des Gehirns innerviert, wo ein deutlicher Nerv jederseits die Ganglienzellschicht durchbricht und in die soeben beschriebenen dorsolateralen Neuropilemmassen eintritt (Abb. 13). Corpora pedunculata existieren also bei *Tomopteris* nicht, denn diese Bildungen liegen bei anderen Polychäten vor den Augen und Sehzentren; die Nuchalzentren sind statt dessen bei dieser Art hochentwickelt und stehen mit Zellen von Globulitypus in Verbindung. Eine periphere Nervenfasern gelang es mir nämlich nicht zu finden, auch wenn ich starke Vergröße-

rungen verwendete. Sie sind also nicht Sinneszellen der Nuchalorgane, sondern müssen als unipolare Assoziationszellen der Nuchalzentren aufgefaßt werden.

Bei einer Reduktion der Palpen werden auch die Corpora pedunculata oft bei den Polychäten reduziert (HANSTRÖM 1927, 1928b). Die Abwesenheit dieser Organe bei *Tomopteris* steht dann wahrscheinlich damit in Zusammenhang, daß keine Palpen vorhanden sind, sondern gewissermaßen durch sekundär cephalisierte Körperanhänge (Kopffühler + vordere Borstencirren) ersetzt werden. Obgleich z. B. das Gehirn der Aphroditiden im allgemeinen histologisch höher differenziert ist als das Tomopteridengehirn, bekundet das letztgenannte in mehreren Hinsichten einen hochspezialisierten Bau, der sich von dem der übrigen Errantien unterscheidet. Die spezialisierten Züge des Tomopteridengehirns sind nämlich:

1. Die Reduktion der Palpenzentren, die sich auch in der nach vorn verschobenen Lage der Sehzentren und der Abwesenheit der Palpenglomeruli kundgibt;
2. die histologisch hochdifferenzierte Struktur der Sehzentren, die sich in der dichten Beschaffenheit des Neuropilems und dem Vorhandensein von einer zwar geringen Anzahl von kleinen chromatinreichen Sehganglienzellen äußert; und
3. die hohe Ausbildung der Nuchalzentren, die anatomisch ziemlich gut abgegrenzt sind und mit besonderen Gruppen von kleinen chromatinreichen Ganglienzellen verbunden werden.

Die letztgenannte Tatsache ist ferner dadurch von Interesse, daß HOLMGREN (1916) den mit kleinen chromatinreichen Assoziationszellen verbundenen Zentralkörper der Arthropoden von den Nuchalzentren (der Nuchalkommissur) der Polychäten hergeleitet hat. Bei *Tomopteris* steht die Nuchalkommissur nämlich schon mit solchen Ganglienzellen in Verbindung, die bei *Peripatus*, *Limulus* und *Arachnoiden* ebenfalls im hinteren dorsalen Teile des Gehirns in Zusammenhang mit dem Zentralkörper vorkommen.

Scolecoplepis squamata.

Was mich vor allem im Spionidengehirn interessierte, war die Innervation der Fanganhänge, die wahrscheinlich als cephalisierte Anhänge eines somatischen Ganglions anzusehen sind (vgl. HANSTRÖM 1928b!), und der feinere Bau des Gehirns, NB. die Frage, ob die Spioniden Corpora pedunculata besitzen oder solche entbehren.

Die Fanganhänge sind sehr lange und bewegliche, mit einer zilierten Rinne versehene fadenförmige Organe, die auf der Dorsalseite des Körpers zwischen dem Prostomium und den ersten Parapodien ihren Platz haben (Abb. 16, 17, 20, 21). Betreffs ihrer Natur findet man sehr ver-

schiedene Angaben in der Literatur; HATSCHKE (1891) und MESNIL (1896) meinen, daß die Fanganhänge mit den Palpen homolog wären, und ALLEN (1904) nennt in Übereinstimmung damit diejenigen Ganglien, die an der Basis der Fanganhänge liegen, Palpenganglien. MEYER (1888) homologisiert die Fanganhänge der Spioniden mit den Kopfkienmen der Serpulaceen, die ebenfalls mit den Palpen der Errantien als homolog zu betrachten sind. STORCH (1913) sieht dagegen auf Grund von Unter-

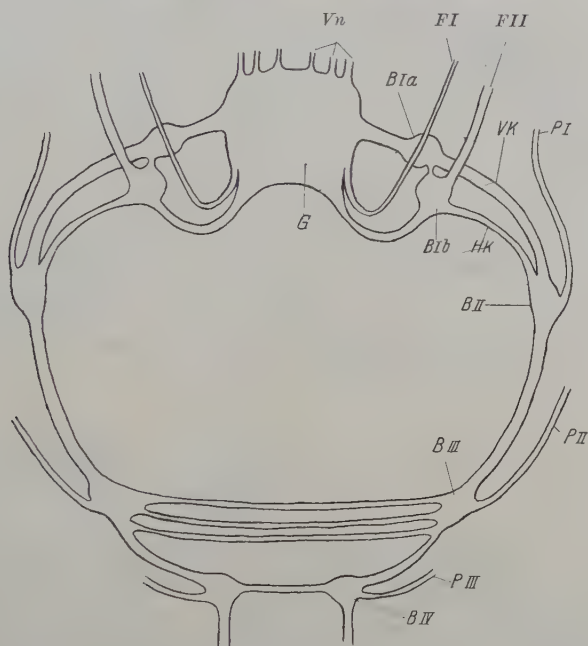


Abb. 15. Schema über die Innervation der vorderen Körperanhänge von *Scolecolepis squamata*. *Vn* vordere ventrale Gehirnnerven nach der Spitze des Kopflappens; *B Ia* Ganglion am vorderen Schlundkonnektiv; *B Ib* Ganglion am hinteren Schlundkonnektiv (Dorsalganglion); *PI*, *FII* Nerven der Fanganhänge; *G* Gehirn; *VK* vorderes Schlundkonnektiv; *HK* hinteres Schlundkonnektiv; *B II* zweites Bauchganglion (Ganglion des ersten Parapodiums); *PI* erster Parapodialnerv; *B III* drittes Bauchganglion (Ganglion des zweiten Parapodiums); *P II* zweiter Parapodialnerv; *B IV* viertes Bauchganglion; *P III* dritter Parapodialnerv.

suchungen der Innervationsverhältnisse in den Fanganhängen Bildungen, die nicht zum Prostomium, sondern zum ersten somatischen Ganglion gehören und vom ersten Parapodialganglion (= Palpenganglion ALLENS) innerviert werden, und ihm hat sich schließlich SÖDERSTRÖM (1920) insofern angeschlossen, als er erklärt, daß eine Homologisierung der Fanganhänge mit den Kopfkienmen der Serpulaceen und den Tentakeln der Archianneliden sich recht schwer stellt, da diese vor dem Prototroch angelegt werden, während die Fanganhänge sich nach HÄCKER (1898) und LESCHKE (1903) hinter dem Prototroch entwickeln.

Über die Innervation der Fanganhänge haben indessen ALLEN (1904)

und STORCH (1913) einerseits, SÖDERSTRÖM (1920) andererseits gänzlich verschiedene Angaben gemacht. Die Spioniden haben wie die meisten echten Polychäten doppelte Schlundkonnektive, ein größeres vorderes

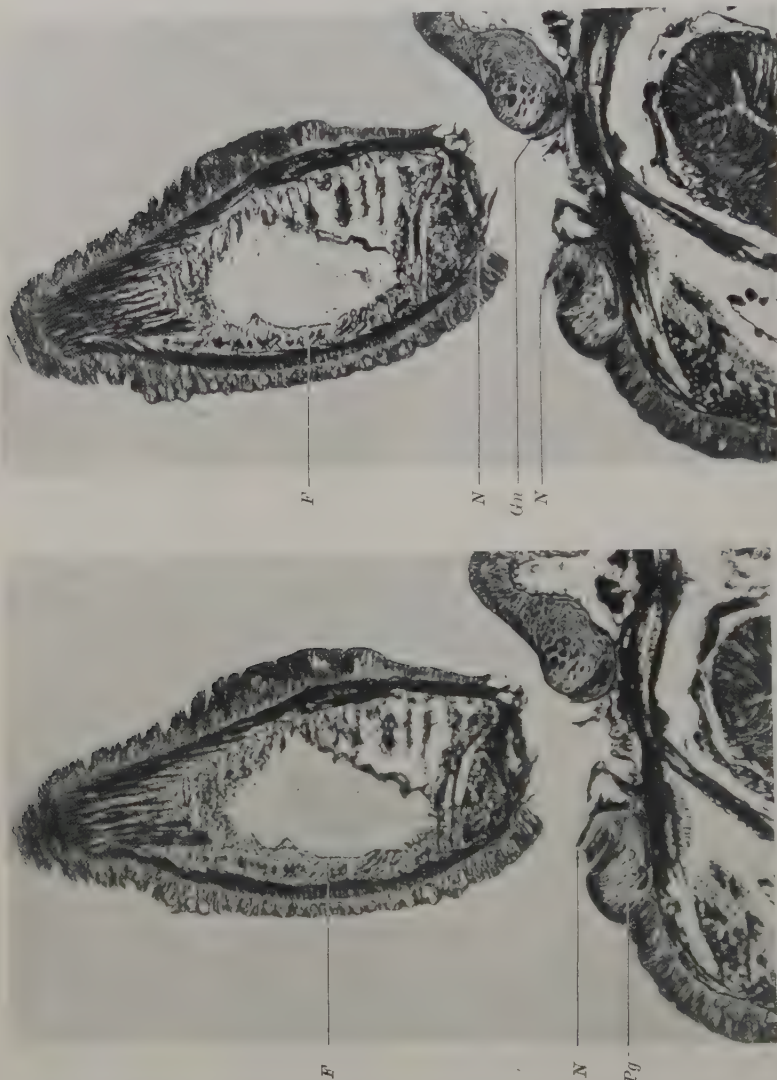


Abb. 17. Mikrophotographie des hinteren in Abb. 16 photographierten Schnitt gelegenen Querschnittes durch die Basis des Fanganhanges von *Scolocolepis*. F, N Abb. 16. Der Nerv N ist beim Abstreifen des Fanganhanges abgebrochen worden, kann aber sowohl am Fanganhang selbst wie am Körper beobachtet werden. Gn medialer, vom Gehirn stammender Nerv des Fanganhanges.

Abb. 16. Mikrophotographie eines Querschnittes durch die Basis des Fanganhanges von *Scolocolepis squamata*. F Fanganhang; nach rechts hinterster Teil des Gehirns; N lateraler Nerv des Fanganhanges, vom Dorsalganglion stammend; Pg Dorsalganglion (Bib, Abb. 15).

(Abb. 15, 18, 19, 24) und ein schmäleres hinteres (Abb. 15). An dem letztgenannten liegt lateral vom Gehirn ein ziemlich großes Ganglion (das „Palpenganglion“ ALLENS [Bib, Abb. 15; Pg, Abb. 16; Fg, Abb. 21]), das nach ALLEN und STORCH einen Nerven in die Fanganhänge sendet

(*Bib*, *FII*, Abb. 15). SÖDERSTRÖM (1920) verneint indessen vollständig einen Zusammenhang zwischen diesem Ganglion, das ich hier das „Dorsalganglion“ nenne, und den Fanganhängen, welche letztgenannten nach ihm von einem Nerven innerviert werden sollten, der „vermutlich von der Schlundkommissur und dem lateral liegenden Teil des Gehirns“ ausgeht.

Da die Fixierung und Färbung der von mir zuerst untersuchten Art *Nerine fuliginosa* nicht ganz gut gelingen wollten, obgleich ich schon bei dieser Art die Unvollständigkeit der früheren Beobachtungen feststellen

konnte, nahm ich eine neue Untersuchung von *Scolecolepis squamata* vor, von welcher Art eine beliebige Anzahl von großen Exemplaren zu meiner Verfügung stand und die auch leichter in befriedigender Weise fixiert werden konnte. Bei der Untersuchung der Schnittserien fand ich, daß die Angaben von ALLEN und STORCH unvollständig und die von SÖDERSTRÖM unrichtig sind, indem die Fanganhänge von *Scolecolepis* zwei Hauptnerven erhalten, von denen der eine vom lateralen hinteren Teil des Ge-

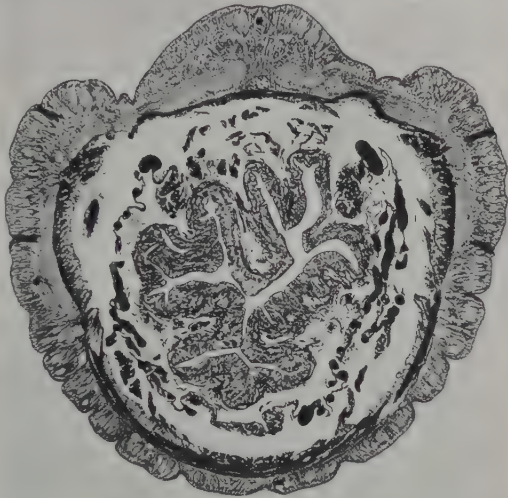


Abb. 18. Querschnitt durch den Vorderkörper von *Scolecolepis* in der Gegend des Vorderteils des Gehirns und des vorderen Schlundkonnektivs (vgl. Abb. 24!). Mikrophotographie.

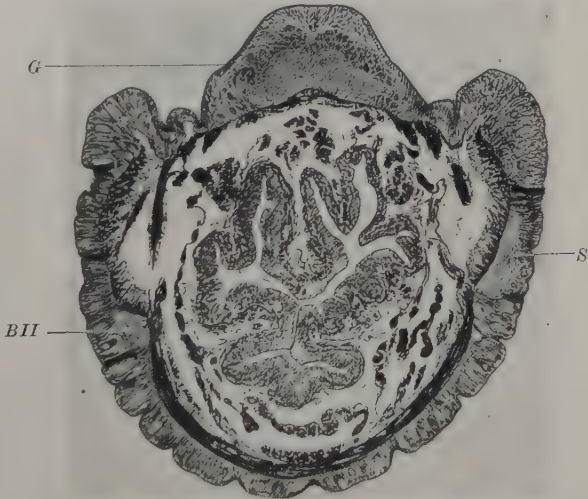


Abb. 19. Querschnitt durch den Vorderkörper von *Scolecolepis* in der Gegend des mittleren Teils des Gehirns (vgl. Abb. 25!). G Gehirn; S Schlundkonnektiv; BII zweites Bauchganglion (Ganglion des ersten Parapodiums). Mikrophotographie.

hirns und der andere, gleichzeitig der größte, vom Dorsalganglion an der Basis der Fanganhänge ausgeht. Außerdem kommen zwei kleinere, von mir nicht näher untersuchte Nerven vor. Die Hauptnerven sind sehr deutlich zu beobachten und ihr Vorhandensein kann sogar mikrophotographisch bestätigt werden (Abb. 16, 17), obgleich die Fanganhänge an fixiertem Material gewöhnlich abgefallen sind, weil ihre Basis stielähnlich eingengt ist. Da ich und STORCH dieselbe Art untersucht haben (*Scolecoclepis squamata* SÖDERSTRÖM, die von STORCH *Nerine cirratulus* genannt wurde), SÖDERSTRÖM aber *Disoma multisetosum* in dieser Hinsicht bearbeitet hat, könnte man ja vielleicht einwenden, daß bei *Scolecoclepis* und

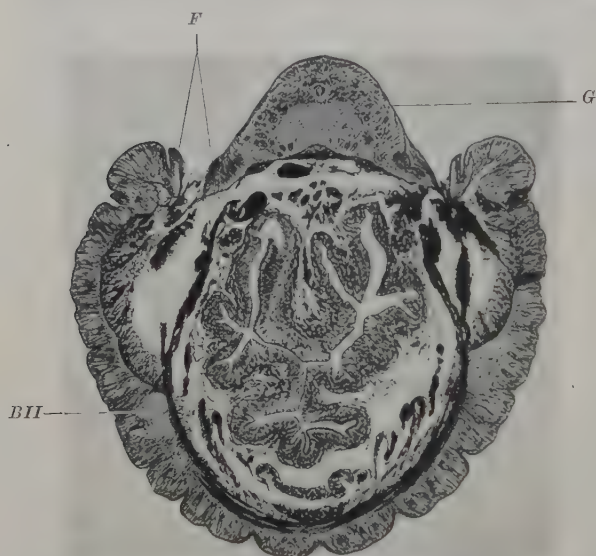


Abb. 20. Querschnitt durch den Vorderkörper von *Scolecoclepis* in der Gegend des hinteren Teils des Gehirns (vgl. Abb. 26!). G, BII Abb. 19; F abgerissenes Epithel des Fanganhanges. Mikrophotographie.

Disoma eine verschiedene Innerervationsweise der Fanganhänge vorhanden wäre. Dies wäre aber wohl von vornherein ziemlich unwahrscheinlich, da die großen Fanganhänge ein so charakteristisches Merkmal der Spioniden darstellen; eine solche Annahme wird aber vollständig unhaltbar, wenn man bedenkt, daß die von ALLEN untersuchte Gattung

Paecilochaetus sehr nahe mit *Disoma* verwandt ist, da diese beiden Gattungen die Unterfamilie *Disominae* von SÖDERSTRÖM bilden. Das von ALLEN beschriebene Dorsalganglion (Palpenganglion) hat SÖDERSTRÖM auch bei *Disoma* gefunden; nur das Vorhandensein des von demselben nach dem Fanganhang ausgehenden Nerven (FII, Abb. 15; N, Abb. 16, 17) wird von dem letztgenannten Autor energisch verneint. Der von SÖDERSTRÖM bei *Disoma* gefundene Nerv der Fanganhänge muß wohl mit dem von mir bei *Scolecoclepis* entdeckten kleineren, vom Gehirn ausgehenden Nerv identifiziert werden (FI, Abb. 15; Gn, Abb. 17). Der einzige Unterschied besteht darin, daß SÖDERSTRÖM den Ausgangspunkt dieses Nerven vom Gehirn ein kleines Stück weiter nach vorn verlegt.

Meine Beobachtungen über die Innervation der Fanganhänge kompletieren also die der früheren Autoren; eine weitere Komplettierung ist jedoch noch notwendig, indem ich an dem vorderen Schlundkonnektiv eine Ganglienzellengruppe lateral vom Gehirn entdeckt habe (*BIIa*, Abb. 15), die durch einen kurzen Nerven mit dem Dorsalganglion des Fanganhangs verbunden ist. Dieses Ganglion ist von keinem der früheren Autoren erwähnt, muß aber eine Änderung in der Auffassung STORCHS von der Natur der an den Schlundkonnektiven gelegenen Ganglien veranlassen (Abb. 15, 18—21).

STORCH deutet nämlich das von mir in Abb. 15 mit *BII* bezeichnete Ganglion als das erste Bauchmarksganglion und das Dorsalganglion als das

Parapodialganglion desselben Segmentes. Das Ganglion *BII* (Abb. 15, 19, 20) innervert indessen das erste, lateral vom Fanganhang gelegene, etwas kleinere Parapodium, weshalb meines Erachtens die Ganglien *BIIa* und *BIIb* (Abb. 15)

möglicherweise zusammen das cephalisierte erste Bauchmarksganglion repräsentieren, das bei dem Vorrücken gegen das

Gehirn teilweise zersplittert wurde, indem eine Gruppe von Ganglienzellen dem vorderen, eine andere Gruppe dem hinteren Schlundkonnektiv folgte. Es wäre auch möglich, in Übereinstimmung mit STORCH das Ganglion *BIIa* allein als das cephalisierte Bauchmarksganglion in Anspruch zu nehmen und das Ganglion *BIIb* als das zugehörige Parapodialganglion zu betrachten, obgleich das ganze von STORCH bei den Amphinomiden als Tetraneurie bezeichnete Organisationsverhältnis meines Erachtens eine nähere Untersuchung verdient. Das von diesem Autor entdeckte, die Parapodialganglien verbindende Konnektiv ist meiner Meinung (vgl. HANSTRÖM 1928 b) nach auch eine sehr wichtige Eigenschaft, aber die

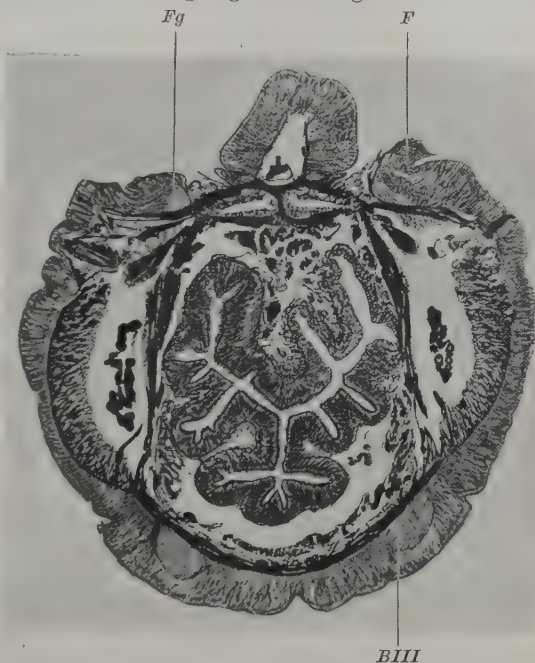


Abb. 21. Querschnitt durch den Vorderkörper von *Scolecolepis* in der Gegend hinter dem Gehirn. *F* abgerissene Basis des Fanganhangs; *Fg* Dorsalganglion des Fanganhangs am hinteren Schlundkonnektiv; *BIII* drittes Bauchganglion (Ganglion des zweiten Parapodiums). Mikrophotographie.

Innervationsgebiete und der feinere Bau der Parapodialganglien wie auch die Lage der Kommissuren der cephalisierten Bauchganglien der Amphinomiden sollten in Details untersucht werden.

Daß die Fanganhänge der Spioniden einem cephalisierten Bauchganglion angehören, ist nach Obenstehendem sehr wahrscheinlich; die Deutung des Dorsalganglions als ein Parapodialganglion muß aber durch weitere Untersuchungen bestätigt werden. Die Innervation der Fanganhänge der Spioniden gleicht zwar ein wenig der der Palpen der Aphroditiden und Hermelliden und der Kopfkien der Serpuliden, die auch einen Nerven vom Gehirn und einen von den Schlundkonnektiven erhalten (BERNERT 1926, JOHANSSON 1927). Der letztgenannte Nerv ist aber bei den Spio-



Abb. 22. Horizontalschnitt durch den Vorderkörper von *Scolocolepis*. Nach vorn die Basis der Schlundkonnektive und die ersten postoralen Kommissuren, nach hinten das Bauchmark. Mikrophotographie.

niden der Hauptnerv, bei den anderen der Nebennerv; außerdem ist bewiesen, daß die Fanganhänge hinter dem Prototroch angelegt werden, was sicherlich als entscheidend betrachtet werden muß. Dagegen ist es sehr wohl möglich, daß die Fanganhänge mit den Mundfäden der Hermelliden homolog sind, die nach JOHANSSON (1927) eine ziemlich ähnliche Innervation haben und ebenfalls hinter dem Prototroch angelegt werden. Der ganze Bau der Schlundkonnektive (Abb. 15, 19, 20) beweist außerdem,

daß bei den Spioniden wie z. B. bei den Amphinomiden (STORCH 1913) und Hermelliden (JOHANSSON 1927) ein Hinaufwandern der Bauchganglien an beiden Seiten des Schlundes stattgefunden hat. Als das erste Bauchganglion betrachte ich also die mit den Fanganhängen verbundenen Ganglienzellengruppen (*B1a*, bzw. *B1a* und *B1b*, Abb. 15), als das zweite das Ganglion *BII* (von STORCH als das erste Bauchganglion angegeben) und als das dritte *BIII*, welche Ganglien die beiden ersten Parapodienpaare innervieren. Die Querkommissuren dieser Ganglien müssen natürlich hinter dem Schlund gesucht werden, wo auch in Wirklichkeit eine ganze Gruppe von Querkommissuren die Konnektive verbinden (Abb. 22). Eine genaue Feststellung der Zusammengehörigkeit der Kommissuren mit bestimmten Ganglien ist indessen sehr schwer, da die Bauchkonnektive der Spioniden beinahe markstrangartige Gestalt haben; die Neuropilemstränge haben überall ungefähr dieselben Dimensionen,

und der Platz der Ganglien kann nur durch die örtlichen Anhäufungen von Ganglienzellen, die Querkommissuren und die ausgehenden Segmentalnerven bestimmt werden. Ein Verfolgen des Verlaufes der Nerven ist außerdem auf Grund der völlig subepithelialen Lage des ganzen Zentralnervensystems sehr schwierig.

Bei dem Studium der Arbeiten über die Innervation der Fanganhänge stieß ich bei SÖDERSTRÖM (1920, S. 129) auf die folgenden Zeilen: „Die Tiere stehen nämlich aufrecht in ihren Röhren und halten dabei die Fangfäden, an deren unterem Teile die Flimmerzellen fehlen, *an den Seiten des Prostomiums*¹ so, daß der untere Teil der Flimmerrinne in Berührung mit dem Flimmerkleid der Mundkanten kommt.“ Als ich die Bezeichnung Prostomium in diesem Zusammenhange fand, war ich ein wenig erstaunt. SÖDERSTRÖM hat mir nämlich 1927 vorgeworfen, daß ich den Prostomiumbegriff in einer fehlerhaften Weise verwendete, als ich zum Prostomium der Polychäten die Palpen und das Nuchalorgan rechnete. SÖDERSTRÖM hat nämlich selbst 1920 die Grenze zwischen Prostomium und Soma bei der *Trochophora*-Larve ein gutes Stück nach vorn vorgeschoben, weil das Nuchalorgan sich bei den Spioniden segmental wiederholt. Eine genaue Grenze zwischen solchen Gehirnteilen eines erwachsenen Polychäten, die sich segmental wiederholen, und solche, die dies nicht tun, hat SÖDERSTRÖM aber niemals angeben können, weshalb ich in meinen Polychätenarbeiten den alten, von GOODRICH (1897) und HEIDER (1914) genau präzisierten Prostomiumbegriff verwendet habe, obgleich ich die von SÖDERSTRÖM 1920 — aber nicht die von ihm 1927 (a) — vorgeschlagene Einteilung der *Trochophora* als theoretisch ansprechend finde (HANSTRÖM 1928 b). Die Einteilung der *Trochophora* von 1920 ist also meines Erachtens als Theorie gut, der Prostomiumbegriff vom selben Jahre aber praktisch unverwendbar, da SÖDERSTRÖM niemals definiert hat, welcher Teil des bisherigen Prostomiums der erwachsenen Polychäten seinem reduzierten Prostomium entspricht. Als ich daher 1927 den alten, wohl definierten Prostomiumbegriff verwendete, erhielt ich den Vorwurf: „Einen weitgehenderen Mangel des Prostomiumbegriffes gibt es wohl kaum“ (SÖDERSTRÖM 1927 b). Deshalb war ich jetzt ein wenig erstaunt, als ich las, daß *Polydora ciliata* seine Fanganhänge an den Seiten des *Prostomiums* hält. Denn SÖDERSTRÖM muß wohl zugeben, daß *Polydora* dabei seine Fanganhänge an den Seiten des gewöhnlichen alten Prostomiums hält und nicht an den Seiten desjenigen verkümmerten Prostomiums, das nur an einigen schematischen Figuren in SÖDERSTRÖMS Arbeiten vorkommt und das sogar nach SÖDERSTRÖM 1927 (a) vielleicht nicht einmal existiert?

Zum Prostomium rechnete ich 1927 auch das dorsale Sinnesorgan (das Nuchalorgan), das vom Gehirn innerviert wird. SÖDERSTRÖM (1920) ent-

¹ Von mir kursiviert.

fernt aber auch dieses vom Prostomium der Trochophora und führt es zum Soma. Auf S. 113 und 268 schreibt er jedoch in derselben Arbeit, daß *Scolecoplepis* und *Pygospio* die dorsalen Sinnesorgane am hinteren Teile des Prostomiums haben. Hier, wie übrigens überall, wo es praktische Beschreibungen gilt, z. B. im systematischen Teile seiner Arbeit, verwendet SÖDERSTRÖM den alten Prostomiumbegriff. „Einen weitgehenden Mangel des Prostomiumbegriffes gibt es wohl kaum.“ Dieser

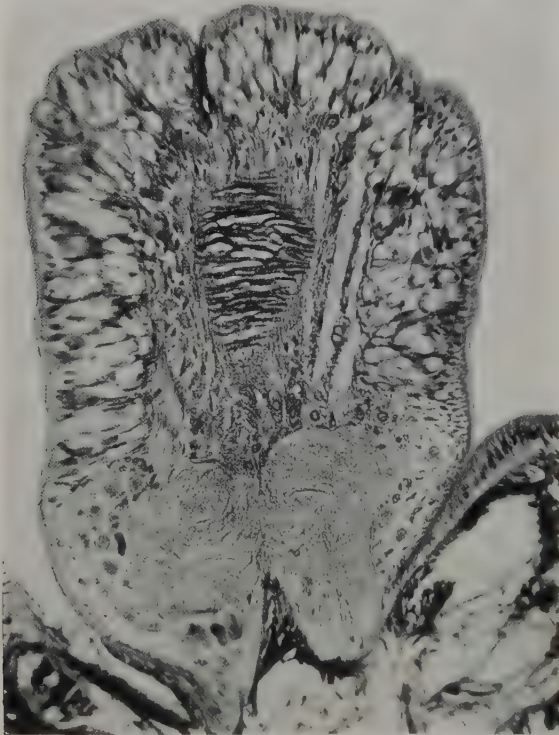


Abb. 23. Horizontalschnitt durch das Gehirn von *Scolecoplepis*. Auf der rechten Seite sieht man drei Nerven, die vorwärts nach der Kopfspitze ziehen. Mikrophotographie.

Prostomiumbegriff kommt auch bei den meisten Polychätenforschern früherer oder späterer Jahre vor (NILSSON 1912, STORCH 1913, HEIDER 1914, 1926, BERNERT 1926). Wenn ich aber diese allgemein anerkannte und auch von SÖDERSTRÖM selbst in gewissen Teilen seiner Arbeit in ganz demselben Sinne verwendete Bezeichnung benutze, erhalte ich eine Streitschrift!

Die früheren Beschreibungen des Spionidengehirns sind nicht genügend detailliert um entscheiden zu lassen, ob Corpora pedunculata bei den Spio-

niden existieren oder nicht. Früher habe ich nachgewiesen, daß diese für die segmentierten Wirbellosen charakteristischen Assoziationsorgane in der Polychätengruppe beinahe immer zusammen mit wohlentwickelten Kopfsinnesorganen (Palpen, Antennen, Augen) auftreten. Es war da nicht zu erwarten, daß die Spioniden Corpora pedunculata haben sollten, da sie keine episphärischen Kopfanhänge haben und die Augen nicht epitheliale, sondern im Gehirn gelegene subepitheliale Pigmentbecherocellen sind. Die nach der Spitze des Kopfappens gehenden vor-

deren Nerven (Abb. 23) sind zwar vielleicht auf Grund ihrer Lage mit den Palpenerven homolog; die entsprechenden Anhänge sind solchenfalls wie bei manchen anderen sedentären Polychäten beinahe oder vollständig

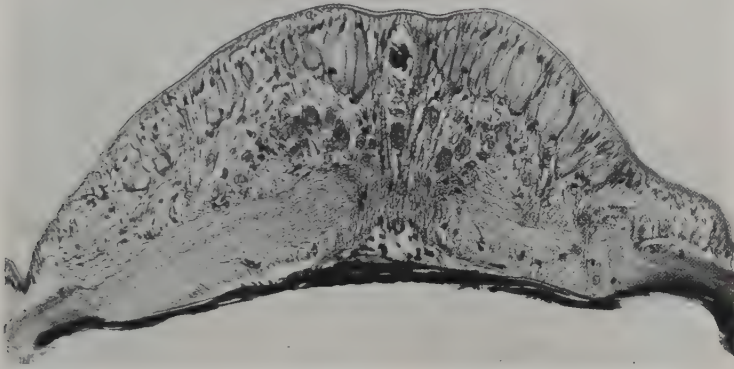


Abb. 24. Querschnitt durch den vordersten Teil des Gehirns von *Scolecolepis* (vgl. Abb. 18!). Dorsal Ganglienzellen; lateral gehen die vorderen Schlundkonnective aus. Mikrophotographie.

zurückgebildet. Ich konnte auch weder bei *Scolecolepis* noch bei *Nerine* irgendeine Zellengruppe des Gehirns entdecken, die mit Sicherheit als Corpora pedunculata angesprochen werden könnte. Die Ganglienzellen-

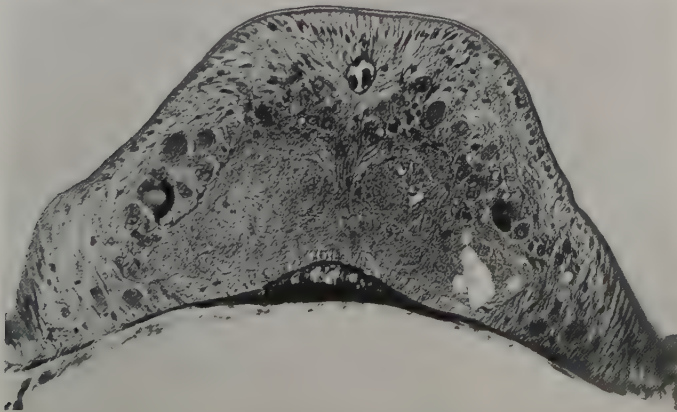


Abb. 25. Querschnitt durch den mittleren Teil des Gehirns von *Scolecolepis* (vgl. Abb. 19!). Dorsal große plasmatische Ganglienzellen; lateral in der Ganglienzellschicht die Pigmentbecher des vorderen Augenpaares. Mikrophotographie.

schicht ist einförmig gebaut (Abb. 24—26), am besten dorsal, aber nach hinten auch ventral ausgebildet; die Zellen sind gewöhnlich ziemlich groß und plasmatisch und von demselben Typus, der auch im Dorsal-

ganglion der Fanganhänge (*B1b*, Abb. 15), in den Ganglien der Schlundkonnektive (*B1a*, *B11*, *B111*) und dem Bauchmark vorkommt. Bei *Scolecocolepis* liegt zwar vor den vorderen Augen eine kleine Gruppe von chro-

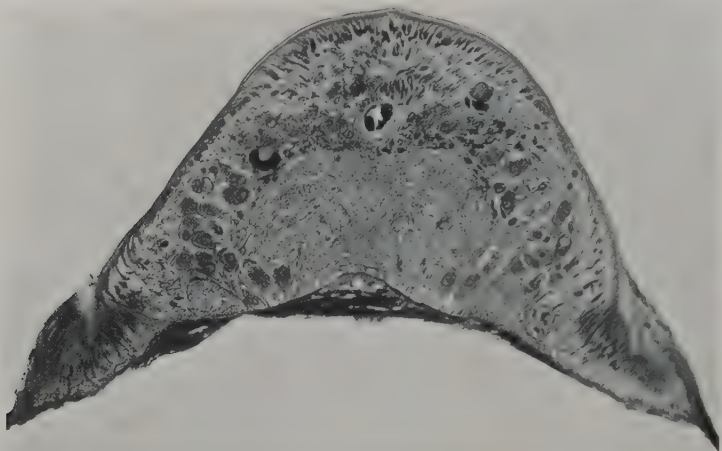


Abb. 26. Querschnitt durch den hinteren Teil des Gehirns von *Scolecocolepis*. Das Neuropilem ist überall von meistens großen plasmatischen Ganglienzellen umgeben. Auf der linken Seite der Pigmentbecher des hinteren Auges. Mikrophotographie.

matinreichen Zellen, die globuliähnlich sind und am besten auf Horizontalschnitten beobachtet werden können; sie sind jedoch allzu wenig entwickelt um mit einiger Sicherheit mit den Corpora pedunculata der Errantien homologisiert werden zu können.



Abb. 27. Schema des Baues der Augen von *Scolecocolepis*. Nach links ein hinteres Auge mit zwei Schzellen und zwei Pigmentbechern; nach rechts ein Pigmentbecherocellus mit nur einer Pigment- und einer Schzelle.

Die laterodorsalen Teile des Gehirns stehen beinahe mit dem Epithel in Kontakt (Abb. 26). An dieser Stelle scheinen epitheliale Sinneszellen ihre Neuriten ins Gehirnneuropilem zu senden; das erwähnte Verhalten exakt zu konstatieren war mir jedoch nicht möglich, da die GOLGI-Methode weder bei *Scolecocolepis* noch bei *Nerine* brauchbare Resultate gab.

Sowohl *Scolecocolepis* wie *Nerine* haben zwei Augenpaare (Abb. 19, 20, 25, 26), von denen das hintere weit nach hinten gelegen ist. Die vorderen besitzen nur eine, die hinteren zwei Schzellen, die ihre lichtempfindlichen Teile in einem von besonderen Zellen gebildeten Pigmentbecher stecken (Abb. 27); die Spionidenaugen sind also echte Pigmentbecherocellen (Hesse 1897, 1899). Wenn zwei Schzellen in einem Auge vorhanden sind, gibt es auch zwei Pigmentzellen.

Die Untersuchungen des Gehirns der Polygordiiden, Tomopteriden und Spioniden bestätigen im ganzen die von mir 1927 auf Grund von Untersuchungen an Repräsentanten der Hesioniden, Aphroditiden, Nereiden, Euniciden, Glyceriden, Nephtyriden, Ampharetiden, Maldaniden, Terebelliden, Scalibregmiden, Cirratuliden, Opheliiden, Sabelliden und Serpuliden vorgelegte Theorie über die Entwicklung der Corpora pedunculata. Sie sind meines Erachtens innerhalb der Polychätengruppe entstanden, indem keine mit ihnen homologen Organe bei anderen Wirbellosen als den Onychophoren und Arthropoden vorkommen. Da mehrere (obgleich nicht alle) Organisationsmerkmale der Archianneliden auf den primitiven Bau dieser Tiere hinweisen (HEIDER 1922) und *Polygordius* nach meiner eigenen Untersuchung, *Saccocirrus* und *Protodrilus* nach SALENSKY'S (1906) Beschreibung zu urteilen keine Corpora pedunculata haben, spricht dies nämlich dafür, daß die genannten Organe als Assoziationsorgane im Zusammenhang mit einer höheren Ausbildung der Palpenglomeruli innerhalb der Polychätengruppe entstanden sind.

Die Pulmonaten sind die einzige Tiergruppe, bei der den Corpora pedunculata ähnliche Assoziationszentren unter solchen Umständen vorkommen, daß man vielleicht eine Homologisierung mit denselben in Erwägung ziehen könnte. HALLER (1912) versuchte auch eine solche Homologie zu beweisen, aber wie ich (1925, 1928b) gezeigt habe, sprechen zahlreichere Tatsachen gegen die Homologisierung als für dieselbe. Wenn die Riechfühler der Mollusken mit den Tentakeln (Palpen) der Archianneliden homolog sind, für welche Theorie gewisse Tatsachen angezogen werden können (vgl. HANSTRÖM 1928b), so haben nämlich die Zentren dieser Riechfühler bei keinen niederen Mollusken und wahrscheinlich überhaupt bei keinen anderen Mollusken als den spezialisierten Pulmonaten unter den Gastropoden eigene Assoziationszentren mit Zellen vom Globulitypus (das Procerebrum) entwickelt. Die Entwicklung eines Procerebrums bei den Pulmonaten ist also eine selbständige Erscheinung und kann höchstens als eine Parallele zu der Entwicklung der Corpora pedunculata bei den Polychäten betrachtet werden; es sind Assoziationszentren, die unabhängig voneinander aber in Zusammenhang mit wahrscheinlich homologen Gehirnnerven (dem Riechfühlernerv der Gastropoden, dem Palpenerv der Polychäten) entstanden sind.

Literatur.

- Allen (1915): The anatomy of *Poecilochaetus*. Quart. J. microsc. Sci., N. s. 48.
 — Bernert (1926): Untersuchungen über das Zentralnervensystem der *Hermione hystrix*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 6. — Demoll (1909): Die Augen von *Alciope cantrainii*. Zool. Jb. 27. — Fraipont (1884): Recherches sur le système nerveux central et peripherique des Archiannelides. Arch. de Biol. 5. — (1887): Le genre *Polygordius*. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 14. Monogr. — Goodrich (1887): On the relation of the Arthropod head to the Annelid Prostomium. Quart.

- J. microsc. Sci., N. s. **40**. — (1901): The structure and affinities of *Saccocirrus*. Ebenda **44**. — (1912): *Nerilla* an Archiannelid. Ebenda **57**. — **Hachfeld** (1926): Beiträge zur Kenntnis der *Tomopteris catharina*. Z. Zool. **128**. — **Häcker** (1898): Die pelagischen Polychäten und Achiätenlarven der Plankton-Expedition. Erg. d. Plankton-Exped. d. Humboldt-Stiftung. Kiel und Leipzig 1898. — **Haller** (1913): Die Intelligenzspähren des Molluskengehirns. Arch. mikrosk. Anat. **81**. — **Hanström** (1925): Über die sogenannten Intelligenzspähren des Molluskengehirns und die Innervation des Tentakels von *Helix*. Acta zool. (Stockh.) **6**. — (1927): Das zentrale und periphere Nervensystem des Kopflappens einiger Polychäten. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **7**. — (1928 a): Die Beziehungen zwischen dem Gehirn der Polychäten und dem der Arthropoden. Ebenda **11**. — (1928 b): Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere unter Berücksichtigung seiner Funktion. Berlin: Julius Springer 1928. — **Hatschek** (1891): Lehrbuch der Zoologie. 1. Lief. Jena 1891. — **Heider** (1914): Phylogenie der Wirbellosen. Kultur d. Gegenwart III, Abt. 4, **4**. — (1922): Über Archianneliden. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **6**. — (1925): Über *Eunice*. Systematisches, Kiefersack, Nervensystem. Z. Zool. **125**. — **Hempelmann** (1906): Zur Morphologie von *Polygordius lacteus* Schn. und *Polygordius triestinus* Wolt. n. sp. Ebenda **84**. — **Hesse** (1897): Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der Tricladen. Turbellarien. Ebenda **62**. — (1899): Die Augen der Polychäten Anneliden. Ebenda **65**. — **Holmgren** (1916): Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychäten, Onychophoren usw. Kungl. Svenska Vetenskap. Akad. Handl. **56**. — **Johansson** (1927): Beiträge zur Kenntnis der Polychätenfamilien Hermellidae, Sabellidae und Serpulidae. Zool. Bidr. fr. Uppsala **11**. — **Leschke** (1903): Beiträge zur Kenntnis der pelagischen Polychätenlarven der Kieler Föhrde. Wissenschaftl. Meeresuntersuch., herausgeg. von d. Komm. z. wiss. Untersuch. d. deutschen Meere, Abt. Kiel, N. F. **7**. — **Meyer, E.** (1888): Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. zool. Stat. Neapel **7**. — **Meyer, A.** (1926): Die Segmentalorgane von *Tomopteris catharina* nebst Bemerkungen über das Nervensystem, die rosettenförmigen Organe und die Cölobbewimperung. Z. Zool. **127**. — (1927): Über Cölobbewimperung und cölobmatische Kreislaufsysteme bei Wirbellosen. Ebenda **129**. — **Mesnil** (1896): Etudes de Morphologie externe chez les Annelides. I. Les Spionidiens des cotes de la Manche. Bull. Sci. France et Belg. **29**, 4. s., 8. — **Nänni** (1911): Beiträge zur Kenntnis der Tomopteriden. Jena. Z. Naturwiss. **47**. — **Nilsson** (1912): Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Polychäten. Zool. Bidr. fr. Uppsala **1**. — **Pierantoni** (1908): *Protodrilus*. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel, 31. Monogr. — **Racovitza** (1896): Le lobe céphalique et l'encéphale des annélides polychètes. Arch. de Zool. 3. s., **4**. — **Retzius** (1895): Zur Kenntnis des Gehirnganglions und des sensiblen Nervensystems der Polychäten. Biol. Untersuch., N. F. **7**. — **Salensky** (1907): Morphogenetische Studien an Würmern II, III, IV. Mém. Acad. imp. Sci. St.-Pétersbourg, 7. s., **19**. — **Söderström** (1920): Studien über die Polychätenfamilie Spionidae. Inaug.-Diss. Uppsala 1920. — (1927 a): Über evolutionistische Divergenz-Morphologie und idealistische „phylogenetische“ Morphologie. Uppsala 1927. — (1927 b): Über segmental wiederholte „Nuchalorgane“ bei Polychäten. Zool. Bidr. fr. Uppsala **12**. — **Storeh** (1913): Vergleichend-anatomische Polychätenstudien. Sitzgsber. Akad. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **122**. — **Woltereck** (1905): Zur Kopffrage der Anneliden. Verh. dtsch. zool. Ges. **15**.

„VERSTÄNDLICHE WISSENSCHAFT“

I. BAND:

Aus dem Leben der Bienen

Von Professor Dr. K. von Frisch

Direktor des Zoologischen Instituts an der Universität München

Mit 91 Abbildungen. X, 149 Seiten. 1927. Gebunden RM 4.20

Inhaltsübersicht:

Das Bienenvolk. — Die Bienenwohnung. — Die Ernährung des Bienenvolkes. — Die Bienenbrut. — Der Bienenschwarm. — Die Drohnenschlacht. — Die Arbeitsteilung im Bienenstaate. — Die Augen der Bienen. — Der Geruchssinn der Bienen. — Vom Riechen und Schmecken. — Wie die Bienen miteinander reden. — Das Orientierungsvermögen. — Die geistigen Fähigkeiten der Bienen. — Andere Insektenstaaten. — Von Einsiedlerbienen und von der Entstehung des Bienenstaates.

II. BAND:

Die Lehre von der Vererbung

Von Professor Dr. R. Goldschmidt

Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem

Mit 50 Abbildungen. VI, 217 Seiten. 1927. Gebunden RM 4.80

Inhaltsübersicht:

Einleitung. — Erbliche und nichterbliche Eigenschaften. — Die Geschlechtszellen und die Befruchtung. — Die Grundtatsachen der Mendelschen Vererbungsgesetze. — Weiteres über die Mendelschen Vererbungsgesetze. — Chromosomen und Mendelspaltung. — Weiteres über Chromosomen und Vererbung. — Geschlechtschromosomen und geschlechtsgebundene Vererbung. — Das Zusammenarbeiten der Erbfaktoren. — Summieren der Erbfaktoren. — Die Entstehung neuer Erbeigenschaften. — Die Vererbungsgesetze und der Mensch.

III. BAND:

Einführung in die Wissenschaft vom Leben oder Ascaris

Von Professor Dr. R. Goldschmidt

Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem

Zwei Teile. Mit 161 Abbildungen. XI, 168 Seiten u. IV u. Seiten 169—340
1927. Jeder Band gebunden RM 4.40

Inhaltsübersicht:

Form, Farbe, Anpassung. — Leben und Zweckmäßigkeit. — Haut, Atmung. — Lymphe, Muskeln, Bewegung. — Nerven und Sinnesorgane. — Gehör- und Gleichgewichtssinn, das zentrale Nervensystem. — Erwerb der Nahrung. — Verdauung, Stoffwechsel, Ausscheidung. — Geschlecht, Fortpflanzung, Befruchtung. — Kern, Chromosomen, Geschlechtsbestimmung. — Mendelsche Gesetze und Vererbungslehre. — Entwicklungsgeschichte. — Sachregister.

IV. BAND:

Das fossile Lebewesen

Eine Einführung in die Versteinerungskunde

Von Professor Dr. Edgar Dacqué

Konservator an der paläontologischen Staatssammlung in München

Mit 93 Textabbildungen. VII, 184 Seiten. 1928. Gebunden RM 4.80

Inhaltsübersicht:

I. Das Rohmaterial. 1. Die Versteinerung oder das Fossil. 2. Der Erhaltungszustand des Fossilmaterials. 3. Die Präparation und die Aufstellung. II. Wissenschaftliche Paläontologie. 1. Das Bestimmen der Fossilreste. 2. Das Fossil als Zeitmarke. 3. Das Lebensbild der fossilen Form. 4. Die Verteilung der Lebensräume fossiler Formen. 5. Epochen der Lebensentfaltung. 6. Gesetzmäßigkeiten der Entwicklung. — III. Schlussabschnitt. 1. Geschichtliches über die Versteinerungskunde. 2. Erdgeschichtliche Zeittabelle, Überblick über die Entfaltung des Tier- und Pflanzenreiches. 3. Zusammenfassende Bücher. — Sachverzeichnis.

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN W 9

Soeben erschien:

Einführung in die Biologie der Süßwasserseen

Von

Dr. Friedrich Lenz

Hydrobiologische Anstalt der Kaiser Wilhelm-Gesellschaft
in Plön (Holstein)

Mit 104 Abbildungen. VIII, 221 Seiten. 1928. RM 12.80; gebunden RM 14.—

(Bildet Band IX der „Biologischen Studienbücher“, herausgegeben von
Professor Dr. Walther Schoenichen-Berlin)

Inhaltsübersicht:

I. Der Süßwassersee als Lebensraum (Physiographie des Sees): Das Seebecken (Topographie des Sees). Das Wasser des Sees (Hydrographie des Sees). — **II. Die Besiedlung des Binnensees:** Die Region des freien Wassers (Pelagial): Das Plankton. Das Neuston. Das Pleuston. Das Nekton. Die Bodenregion (Benthal): Die Uferregion (Litoral). Die Tiefenregion (Profundal). — **III. Das Gesamtleben im See:** Die Biozönosen in ihren Zusammenhängen. Der See als Gesamtlebensgemeinschaft und als Lebens-einheit. Der See in Vergangenheit und Zukunft. — **IV. Die Seetypen.** Das natürliche System der Seen. Fischereiliche Seetypen. Geographische Seetypen und ihre Besiedlung. Seen von abweichendem Charakter. — Literatur. — Namen- und Sachverzeichnis.

Die früher erschienenen Biologischen Studienbücher:

- Band I: Praktische Übungen zur Vererbungslehre** für Studierende, Ärzte und Lehrer. In Anlehnung an den Lehrplan des Erbkundlichen Seminars von Professor Dr. Heinrich Poll von Dr. Günther Just, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem. Mit 37 Abbildungen im Text. 88 Seiten. 1923.
RM 3.50; gebunden RM 5.—
- Band II: Biologie der Blütenpflanzen.** Eine Einführung an der Hand mikroskopischer Übungen von Professor Dr. Walther Schoenichen. Mit 306 Originalabbildungen. 216 Seiten. 1924.
RM 6.60; gebunden RM 8.—
- Band III: Biologie der Schmetterlinge.** Von Dr. Martin Hering, Vorsteher der Lepidopteren-Abteilung am Zoologischen Museum der Universität Berlin. Mit 82 Textabbildungen und 13 Tafeln. VI, 480 Seiten. 1926. RM 18.—; gebunden RM 19.50
- Band IV: Kleines Praktikum der Vegetationskunde.** Von Dr. Friedrich Markgraf, Assistent am Botanischen Museum Berlin-Dahlem. Mit 31 Abbildungen. VI, 64 Seiten. 1926.
RM 4.20; gebunden RM 5.40
- Band V: Biologie der Hymenopteren.** Eine Naturgeschichte der Hautflügler von Dr. H. Bischoff, Kustos am Zoologischen Museum der Universität Berlin. Mit 224 Abbildungen. VIII, 598 Seiten. 1927.
RM 27.—; gebunden RM 28.20
- Band VI: Biologie der Früchte und Samen (Karpobiologie).** Von Professor Dr. E. Ulbrich, Kustos am Botanischen Museum der Universität Berlin-Dahlem. Mit 51 Abbildungen. VIII, 230 Seiten. 1928. RM 12.—; gebunden RM 13.20
- Band VII: Pflanzensoziologie.** Grundzüge der Vegetationskunde. Von Dozent Dr. J. Braun-Blanquet, Montpellier. Mit 168 Abbildungen. X, 330 Seiten. 1928.
RM 18.—; gebunden RM 19.40
- Band VIII: Paläontologisches Praktikum.** Eine Anleitung für Sammler. Von Dr. phil. O. Seitz, Bezirksgeologe an der Preußischen Geologischen Landesanstalt Berlin und Professor Dr. phil. W. Gothan, Kustos an der Preußischen Geologischen Landesanstalt Berlin, a. o. Professor an der Techn. Hochschule, Honorarprofessor an der Universität Berlin. Mit 48 Abbildungen. IV, 173 Seiten. 1928.
RM 9.60; gebunden RM 10.80

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN W 9

Hierzu drei Beilagen vom Verlag Julius Springer in Berlin.